ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 91

12

ДЕКАБРЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2006

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
Р. В. КАМЕЛИН

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*),
Т. В. Егорова (*зам. главного редактора*), Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина,
Ю. В. Гамалей, П. Л. Горчаковский, Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов,
М. Г. Пименов, И. Н. Сафронова, И. И. Шамров, Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
R. V. KAMELIN

EDITORIAL BOARD

A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
T. V. Egorova (*Associate Editor*), N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina,
Yu. V. Gamalej, P. L. Gorchakovsky, Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov,
M. G. Pimenov, I. N. Safronova, I. I. Shamrov, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Л. Н. Андреев (Москва), И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток),
З. В. Карамышева (С.-Петербург), Л. И. Малышев (Новосибирск),
Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), Х. Х. Трасс (Тарту)

EDITORIAL COUNCIL

L. N. Andreev (Moscow), I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg),
E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok),
Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), L. I. Malyshev (Novosibirsk),
G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **А. Е. Васильев**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *В. В. Шиханова*
Корректоры *О. М. Бобылева*, *М. Н. Сенина* и *Я. Л. Сухова*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 91, № 11: 24.11.2006.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 20.11.2006. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 16.3. Уч.-изд. л. 19.0. Тираж 410 экз. Тип. зак. № 770. С 265

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

© Российская академия наук, 2006 г.
© Редколлегия «Ботанического журнала» (составитель), 2006 г.

УДК 581.526.35

© Т. К. Юрковская

ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ БОЛОТ В РОССИИ

T. K. YURKOVSKAYA. REGULARITIES OF DISTRIBUTION OF MIRES IN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: yurkovskaya@hotmail.ru

Поступила 11.05.2006

Широтные смены типов болот с севера на юг коррелируют с биоклиматическими зонами. В направлении с севера на юг изменяются не только флора и растительность, но и их морфология, строение торфяной залежи, гидрологический режим. Региональные типы болот формируются в результате изменений, происходящих по градиенту океаничность—континентальность. Установлено, что нет зоны господства какого-либо одного типа или группы типов болот. В каждой широтной зоне или подзоне, полосе, распространен не один региональный тип болот, а несколько.

Ключевые слова: болотный массив, зональность, океаничность, континентальность.

Россия занимает значительную часть Северной Евразии. Территория страны протянулась с севера на юг более чем на 4000 км, а с запада на восток — на расстояние около 10 000 км. На этом пространстве хорошо прослеживаются закономерности в распространении растительности болот.

Две огромные равнины находятся на западе России: Восточно-Европейская в европейской части России и Западно-Сибирская в Азиатской, их разделяет Урал. На этих равнинах очень хорошо выражена биоклиматическая зональность. Почти вся восточная часть Азии (на восток от р. Енисей) занята горами и высокими плоскогорьями и зональность прослеживается с трудом. В горах на первое место выходят закономерности, обусловленные их высотой и проявляющиеся в виде вертикальной поясности. Нарушают проявления зональности и огромные пространства океанов, вызывающие перемещения воздушных масс и связанной с ними влаги, а также распространение вечной мерзлоты.

Прежде всего отметим влияние тихоокеанских муссонов на Дальнем Востоке, которые трансформируют зональные закономерности и оказывают влияние на все природные процессы на Дальнем Востоке. На севере велика роль холодных масс Ледовитого океана (напомним, что 14 % территории России лежит к северу от Полярного круга). На западе такое влияние оказывают воздушные массы Атлантического океана, которые проникают вплоть до Западной Сибири. Поэтому нет таких биоклиматических зон, которые тянулись бы с запада на восток по одной широте, т. е. четко пересекали бы всю страну, как это пытаются изобразить на картах. Широтная зональность наиболее четко проявляется в пределах определенных меридиональных отрезков — секторов, провинций и главным образом на равнинах.

В направлении с севера на юг на обширном пространстве России выражено 5 биоклиматических зон: арктическая (тундровая), бореальная (таежная), неморальная (широколиственнолесная), степная и пустынная. Все эти зоны в их закономерном чередовании можно наблюдать лишь в европейской части России. В Сибири отсутствует неморальная зона, которая вновь появляется на Дальнем Востоке, а степная зона в Азиатской России представлена лишь своими северными подзонами. Южная часть степной зоны, так же как пустыни в Азии, находятся за границей России.

Распространение типов болот очень четко связано с биоклиматическими зонами и подзонами. Подавляющая часть болот сосредоточена на севере страны. В некоторых районах бореальной области (например, в Западной Сибири, на Прибеломорской низменности) заболоченность достигает 50—80 %. От тундры до южной границы тайги последовательно сменяются полигональные, бугристые, аапа- и верховые болота. Наиболее широкий ареал имеют травяные и травяно-моховые болота, они встречаются от высокоарктических тундр до юга степей, но их флористический состав, синтаксономия и типы травяных болот также изменяются с изменением широты с севера на юг. Этой последовательности мы и будем придерживаться при анализе распространения болот.

Болота составляют значительную часть растительного покрова Арктики, которая занимает громадную по протяженности территорию, свыше 150° долготы от Атлантики до Тихого океана (Александрова, 1977). За исключением самых высоких широт (подзоны высокоарктических тундр), болота нередко доминируют в арктических ландшафтах.

Болота Российской Арктики изучены слабо. Большинство их исследований выполнено до середины прошлого века. Специалисты-болотоведы работают на арктических болотах от случая к случаю. Исключением являются исследования Н. И. Пьявченко (1955). Все талые торфяники России изучены специальной службой, зарегистрированы в кадастрах и показаны на специальных картах. Для них имеется подробная информация о размерах болот, запасах и качестве торфа. Такие данные для арктических болот отсутствуют.

Самый примечательный арктический тип — полигональные болота. «Болота в клетку» — так удачно назвала их Г. А. Елина (1993). Полигональная структура создается сетью глубоких трещин, разбивающих поверхность болота на многоугольники (полигоны). Различают несколько морфологических типов комплексов, из которых наиболее распространенными являются валиково-полигональные и плоскополигональные. Плоскополигональные комплексы представляют собой бугры-многоугольники, разделенные ложбинами (трещинами). У валиково-полигональных края полигона (валики) приподняты над его центральной частью, таким образом в валиково-полигональных комплексах различают 3 морфологические части: валики, блюдцеобразные западины и трещины. Высота полигонов варьирует от 0.25 до 0.7 м, диаметр их изменяется от 10 до 40 м. Валики возвышаются над центральной частью полигона на 0.25—0.35 м, а ширина их колеблется от 1 до 4 м. Ширина трещин на Европейском Севере составляет 0.5—1 м, а на п-ове Ямал она, по данным Н. И. Пьявченко (1955), может достигать 4 м и более.

Полигональные болота встречаются в виде болотных массивов, которые образованы сочетанием полигональных комплексов и гомогенных участков. Болота подстилаются маломощными мерзлыми торфяными отложениями. Торфа имеют бедный видовой состав, часто заилены и опесчанены. Долгое время считалось, что полигональные болота свойственны лишь Азиатской России и Североамериканской Арктике (Кац, 1948, 1971; Боч, Мазинг, 1979; Kivinen, Pakarinen, 1981, и др.). Действительно, они широко распространены в Азиатской России в условиях континентального климата, многочисленны на п-ове Ямал, встречаются на Гыданском п-ове, Таймыре, севере Якутии, Чукотке. В результате аэровизуальных и наземных исследований в сочетании с анализом аэрофотоснимков С. А. Грибова и я выявили обширную территорию полигональных болот на северо-востоке Европы за пределами ранее известного их географического ареала (Грибова, Юрковская, 1984). Это изменило традиционные представления о том, что полигональные болота характерны только для севера Азиатской России и Северной Америки.

В Европейской России полигональные болота приурочены к полосе северных (типичных) тундр и встречаются на ее северо-востоке: в Малоземельской и Большеземельской тундрах, на Югорском п-ове. Они сосредоточены в бассейнах рек Хейяха, Сибирчатаяха, Коротаиха, Черная, низовьях Кары. Самые западные местонахождения отмечены на востоке Малоземельской тундры в районе Ненецкой гряды. Здесь они особенно многочисленны в долине р. Нерута. Наиболее южные точки распространения полигональных болот выявлены в верховьях р. Колва. Уже в 1979 г. они были показаны мною на карте растительности на северо-востоке Европы (Исаченко, Лавренко, 1979; Юрковская, 1980). Материалы наших исследований к настоящему времени нашли отражение и на других геоботанических картах, в том числе Карте растительности Европы (Bohn, Neuhäusl, 2000) и в книгах (Юрковская, 1992; Succow, Josten, 2001). Для всей Арктики России они показаны мной на карте растительности СССР (1990).

Южная граница полигональных болот в Европейской Арктике в основном совпадает с аналогичной границей подзоны северных (типичных) тундр, но местами они проникают южнее и встречаются в северной полосе подзоны южных тундр — полосе мелкоерниковых тундр. Следует подчеркнуть, что южная граница полигональных болот на европейском севере по сравнению с их южной границей в Сибири сдвинута значительно севернее. Вообще широтный диапазон распространения полигональных болот в северо-восточной Европе значительно у́же, чем в Сибири. Так, О. В. Ребристая (2000) пишет, что на п-ове Ямал полигональные болота встречаются от южной полосы подзоны арктических тундр до северной лесотундры, но наиболее многочисленны и флористически богаты они в подзоне северных (типичных) тундр.

По всей Арктике распространены травяные и травяно-моховые болота. В высокой Арктике, на островах Ледовитого океана (Земля Франца Иосифа, Новая Земля, Северная Земля, острова Де-Лонга) встречаются только злаково-моховые болота. Наиболее характерны для прибрежной части Арктики злаково-осоковые болота с *Dupontia fisheri* и *Carex stans*. Эти болота характеризуются высокой обводненностью и часто сливаются с засоленными маршами в огромные водно-болотные угодья. По всей тундре, кроме высокоарктической, в долинах рек и ручьев, в озерных котловинах, а также на приморских низменностях, но в удалении от прибрежной полосы, встречаются осоково-пушицево-моховые болота с *Eriophorum medium*, *E. russeolum*, *E. polystachyon*, *Carex chordorrhiza*, *C. concolor* и др. Своеобразны болота, получившие в Сибири название «хасыреи», которые возникают на месте спущенных озер. Они зарастают корневищными злаками и пушицами (*Arctophila fulva*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Dupontia fisheri*, *Eriophorum scheuchzeri*).

Н. Я. Кац (1948, 1971) не выделял зоны полигональных болот, а называл территорию их распространения зоной осоковых минеральных болот, но описания травяных болот восточноевропейской и сибирской Арктики я смогла найти только у О. В. Ребристой (1977, 2000).

Другим характерным типом являются бугристые болота, связанные со спорадическим распространением вечной мерзлоты. Бугры имеют разнообразную форму. Они могут быть округлыми, лопастными или вытянуты в виде гряд. Вершина бугра может быть куполообразной или плоской. Размеры бугров варьируют в очень широких пределах. Их высота в среднем составляет 1—4, а диаметр — 10—30 м, встречаются и значительно более крупные бугры. Крупнобугристые болота отличаются не только разнообразием морфологии бугров, но и структурой (строением) болотных массивов. Они могут быть представлены одиночным бугром с расположенным рядом ерсеем или озерком, либо группой бугров посреди ложбины стока. Встречаются крупнобугристые болота, по морфологии и сложности структуры растительного покрова не уступающие верховым болотам. На таких болотах вычленяется вершина со слабо расчлененным крупнобугристым комплексом, на склонах располагаются крупнобугристо-мочажинные и крупнобугристо-грядово-мочажинные комплексы. На окраинах следуют друг за другом плоскобугристо-мочажинные комплексы, за ними краевая топь и мелкокочковатая окраина.

Наиболее характерными растениями для бугров являются виды карликовых березок, особенно обильно растущих в нижней части бугров. Разные виды их служат дифференциальными для выделения региональных типов. Так, *Betula nana* растет на Европейском Севере и в Западной Сибири, *Betula exilis* — в Средней и Восточной Сибири. Кроме того, европейские бугристые болота безлесные, в Западной Сибири на них встречаются *Pinus sylvestris* и *P. sibirica*, иногда *Larix sibirica*, в восточной Сибири и на Дальнем Востоке — *Larix gmelinii*. Из локальных особенностей отметим отсутствие багульника на буграх о-ва Колгуев, тогда как на буграх материка он постоянен. Вершины высоких бугров часто эродированы, лишены растительного покрова. Нередко обильны лишайники, особенно *Cetrallia cucutrata* и *Flavocetraria nivalis*.

Строение торфяной залежи в бугристых болотах разнообразно. Глубина ее достигает 4.5 м, но обычно значительно меньше. Залежь мерзлая, под буграми протаивает летом на глубину в 25—40 см от поверхности, а в мочажинах — от 75 см до дна.

В Европейской России бугристые болота появляются на юге Арктики, но наиболее четко выражены уже за ее пределами, в подзоне лесотундры. В Азиатской России бугристые болота полностью распространены вне Арктики, встречаясь от южной лесотундры до северной тайги включительно, продвигаясь далеко на юг по горам, их изолированные местонахождения обнаруживают в районах островной мерзлоты, например, почти на юге Дальнего Востока. Самое северное их местонахождение — на о-ве Колгуев. Таким образом, регион их распространения может быть назван арктобореальным, а если использовать флористическую терминологию, то это типичный метаарктический ареал. Можно также сказать, что регион распространения бугристых болот является своего рода экотоном между ареалами арктических и бореальных болот.

Следующим типом по направлению с севера на юг являются аапа-болота. Со времен А. Каяндера (Cajander, 1913), впервые выделившего этот тип болот, они привлекают внимание исследователей (Цинзерлинг, 1932, 1938; Кац, 1948; Галкина, 1946, 1959; Юрковская, 1964, 1992; Елина и др., 1984; Kuznetsov, 1986; Алексеева, 1988, и др.), но до сих пор изученность их на территории России недостаточна. Основные особенности аапа-болот сводятся к следующему. Они имеют вогнутую форму поверхности, сильно обводненную центральную часть с гетеротрофным грядово-мочажинным комплексом, периферически-олиготрофный ход развития. Последнее означает, что в центре болота располагаются более богатые и требовательные к минеральному питанию сообщества. Обычно это травяные и травяно-моховые в мочажинах и травяно-сфагновые на грядах, а по окраинам — кустарничково-сфагновые мезоолиготрофные с сосной и *Sphagnum fuscum*. Торфяная залежь в центре низинная или переходная, а на окраинах смешанная. Водно-минеральное питание осуществляется как за счет атмосферных, так и делювиальных и подземных вод.

Разнообразие и относительное богатство минерального питания обусловили разнообразие растительного покрова аапа-болот. Для них характерны 3 господствующие синузии — травяная, сфагновая и гипновая. Их соотношение и роль в сложении растительного покрова значительно колеблются, но безусловным остается господство сфагновой синузии на повышениях микрорельефа и по окраинам болотных массивов, а травяных и гипновых — в понижениях микрорельефа, в основном в центральных участках болотного массива. Наличие травяных мочажин, лишенных мохового покрова, является одним из характерных признаков аапа-болот. Следует отметить возрастание роли сфагновой синузии на севере и на юге ареала болотных массивов аапа. Они хорошо различаются с самолета, на аэрофото- и космоснимках благодаря характерной структуре грядово-мочажинных комплексов. Тонкие извилистые светлые гряды — по темному фону (вода) мочажин. Гетерогенность растительного покрова подчеркивается и строением торфяной залежи. В целом торфяная залежь образована низинными и переходными торфами, очень различна по мощности: от 1—2 до 6—7 м.

Исследования последней четверти XX в. подтвердили априорное высказывание R. Ruuhijärvi (1960) о панбореальном распространении аапа-болот. Нанесены на карту местонахождения аапа-болот в Канаде (Zoltai, Pollett, 1983; Wells, Zoltai, 1985). Они встречаются на севере США от штата Мэн до Миннесоты (Glaser et al., 1981; Hofstetter, 1985; Davis, Anderson, 2001). Имеются сведения об аапа-болотах Сибири (Сторожева, 1960; Романова, Усова, 1969; Тодосийчук, 1974; Прейс, 1978; Смагин, 2003). Анализ и дешифрирование аэро- и космоснимков определенно подтвердили панбореальный характер распространения аапа-болот. Их географическое распространение в Европейской и Азиатской России различается. В Европейской России они приурочены к лесотундре, северной и средней тайге. В Азиатской России их ареал шире, они распространены от южной тундры до южной тайги. Таким образом, их ареал в северной части перекрывается с ареалом бугристых болот, а в южной — с ареалом верховых болот. Природа азиатских аапа-болот почти не изучена. Тем не менее совершенно очевиден тот факт, что аапа-болота всегда встречаются вместе с каким-либо другим типом болот (бугристыми, верховыми). В разных регионах изменяются занимаемые ими площади в зависимости от эдафических, геоморфологических и гидрогеологических условий подобно тому, как в тайге изменяется соотношение между темнохвойными и светлохвойными лесами.

Верховые болота на территории России по площади и запасам торфа преобладают над всеми другими типами. По сложности структуры, характеру образования и условиям залегания они наиболее разнообразны. Общим для всех верховых болот является превышение вершины болота над окраиной, бедность и специфичность флоры, преобладание залежей с мощной толщей сфагновых верховых торфов, преобладание атмосферного питания, низкая минерализация и высокая кислотность вод и торфов. Очагами образования крупных верховых болот послужили в основном водоемы, увеличение их размеров происходило за счет заболачивания окружающей территории.

В фитосоциологической литературе к верховым болотам относят преимущественно сообщества класса Oxycocco—Sphagnetea. В данной статье верховые болота рассматриваются как массивы в целом, включающие соответственно все разнообразие микро- и мезоформ и соответствующей им растительности от вершины болота до границы с минеральной почвой. Поэтому, например, если основной состав флоры верховых болот насчитывает около 20 видов сосудистых растений, то для массивов в целом эта цифра достигает 60—90 видов.

Верховой болотный массив по своей форме напоминает гору в миниатюре. Различают вершину, склон и окраину (подножие) болотного массива. Согласно классификации макроформ верховых болот, различают резковыпуклые, пологовыпуклые и плосковыпуклые моховики (Галкина, 1946). Лишь немногие верховые болота России имеют классическую концентрическую форму, подавляющее большинство их имеет пологовыпуклую поверхность.

Верховые болота сосредоточены главным образом в тайге, но заходят и за ее пределы южнее, в неморальную область, вплоть до лесостепи. Следуя И. Д. Богдановской-Гиенэф (1949), мы различаем 3 группы: «фускум», «магелланикум» и «деградированные» верховые болота. Эти 3 категории отражают региональную дифференциацию и динамическое состояние верховых болот.

Группа «фускум» объединяет типичные таежные верховые болота, в которых сфагновые мхи достигли наивысшей фитоценотической мощности. «Магелланикум» объединяет типичные верховые болота южной тайги, подтайги и неморальной зоны, в которых сфагновые мхи часто делят господство с пушицей, кустарничками, сосной. В «деградированных» верховых болотах эдификаторная роль сфагновых мхов ослаблена в результате развития процессов эрозии и денудации и происходит их замена печеночниками и лишайниками. В динамическом аспекте болота группы «фускум» соответствуют зрелой фазе в условиях оптимального развития сфагновых болот, «магелланикум» — зрелой фазе в условиях ограниченного развития сфагновых болот и деградированные — заключительной фазе в условиях регресса торфообразования.

Болота группы «фускум» наиболее широко распространены в России, тогда как за ее пределами в Евразии их распространение ограничено в основном Северо-Западом Европы. Болота группы «магелланикум» в России представляют восточную (континентальную) часть ареала болот этой группы, сосредоточенной преимущественно в Европе и в настоящее время почти исчезнувших в результате добычи торфа и осушения. Они занимают южную часть сплошного ареала сфагновых верховых болот. «Деградированные» верховые болота расположены преимущественно в субокеанических регионах, а также к ним относятся крупные массивы в умеренно-континентальных таежных регионах Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин.

В России сложилась традиция давать региональным типам болотных массивов географические названия, таким образом сразу очерчивая регион их распространения.

Группа «фускум» объединяет 7 региональных типов болот: северокарельский, среднекарельский, северозападноевропейский, восточноевропейский, западносибирский бореальный, западносибирский суббореальный, дальневосточный. Столь же разнообразны типы «деградированных» верховых болот: западноприбалтийский, восточноприбалтийский, южноприбеломорский, северовосточноевропейский, северосреднеобский, сахалинский и западнокамчатский. Болота группы «магелланикум» представлены в России двумя типами: среднерусским и южнорусским.

Верховым болотам России посвящена обширная литература начиная с классических работ и заканчивая современными публикациями, и описать их, даже бегло, в небольшом очерке невозможно. Самыми характерными структурными частями верховых болот являются грядово-мочажинные и грядово-озерковые комплексы. Они располагаются, в зависимости от типа болот, на их вершине и склонах. Рисунок этих комплексов позволяет хорошо различать их на аэро- и космоснимках.

Для «деградированных» верховых болот особенно характерны грядово-озерковые и регрессивные комплексы. В последних мочажины лишены сфагнового покрова, на поверхность выступает обнаженный торф. На грядах также почти исчезает *Sphagnum fuscum*, его заменяют лишайники. Грядово-мочажинные комплексы разнообразны по размерам и соотношению площадей гряд, но растительный покров их обычно монотонен. В небольших мочажинах преобладает *Eriophorum vaginatum*, в более обводненных и крупных — *Scheuchzeria palustris*, *Carex limosa* и немногие другие влаголюбивые виды.

Лишь немногие типы верховых болот имеют довольно гомогенный растительный покров, обычно это небольшие по площади сосново-кустарничково-сфагновые болота. Они распространены по всему ареалу сфагновых болот, но особенно характерны для южной окраины верховых болот. В Европейской России они представлены южнорусским типом из группы «магелланикум», а в Сибири — западносибирским суббореальным типом, известным под названием «рям». «Рям» очень своеобразный тип, имеющий выраженную концентрическую структуру. Небольшие резковыпуклые болота, покрытые ярусом сосны и кустарничков, с покровом из *Sphagnum fuscum*, реже *S. magellanicum*. Они приурочены к южной окраине тайги, ее мелколиственно-осиновой подзоне, встречаются эти верховые болота — «рямы» и в лесостепи. Они окружены всегда очень обводненной полосой высокотравных сообществ с *Phragmites australis*, *Scolochloa festucacea* с осоками. Предполагается, что эта обводненная полоса травяных сообществ служит буфером против проникновения солей в воды, питающие «рямы», так как почва подзоны мелколиственных лесов, а особенно лесостепи, сильно засолены.

Изменения растительности верховых болот с запада на восток соответствуют изменениям зональной растительности, однако выражены гораздо слабее, и значительно слабее, чем смены растительности болот в широтном направлении. Так, на пространстве средней тайги России с запада на восток происходит смена основных лесообразующих пород-доминантов. А на верховых болотах в пределах всей средней тайги России господство сохраняется за *Sphagnum fuscum*. Только наличие географически дифференцирующих видов, некоторые изменения на уровне ассоциаций и субассоциаций, значительно реже более крупных синтаксонов позволяют различить региональные типы верховых болот. Например, в группе «фускум» северозападноевропейский тип характеризуется наличием *Calluna vulgaris*, *Chamaedaphne calyculata*, *Sphagnum rubellum*; в северовосточноевропейских исчезают *Calluna vulgaris* и *Sphagnum rubellum*, безраздельно господствует *Chamaedaphne calyculata*. В западносибирских болотах наряду с *Pinus sylvestris* часто встречается *P. sibirica*, на грядах заметно участие *Empetrum subholarcticum*, обильна *Vaccinium vitis-idaea*.

В группе «деградированных» верховых болот изменения в составе флоры и синтаксонов также не столь значительны и постепенны. Например, на восточноприбалтийских и южноприбеломорских грядах господствуют *Calluna vulgaris* и лишайники, но все же есть виды, подчеркивающие более западное и южное положение первого (восточноприбалтийского) — *Sphagnum rubellum*, *S. magellanicum*, *S. cuspidatum*; и более северное положение второго (южноприбеломорского) — наличие *Sphagnum lindbergii*, отсутствие *Sphagnum cuspidatum*, *S. rubellum*; обилие в мочажинах *Carex rariflora* вместо *C. limosa*, присутствие лишайника *Flavocetraria nivalis*. На Сахалине на верховых болотах этой группы встречается *Sphagnum lenense*, а на Камчатке — *Carex middendorfii* и т. п.

Среди всех сфагновых болот особое место занимают сфагновые переходные болота. На карте растительности СССР мной выделено 5 региональных типов их, от западной границы России до Тихого океана (Растительность..., 1990). Но главное, этот тип сфагновых болот наиболее далеко продвигается на север (до северной лесотундры) и на юг (до степи). Именно по этим болотам многие бореальные виды продвигаются на север и на юг.

Особое место занимают травяные и травяно-моховые болота. Практически они встречаются во всех зонах и регионах. Мы уже отметили их особенности в Арктике. В бореальной зоне преобладают мелко- и крупноосоковые болота с *Carex nigra*, *C. lasiocarpa*, *C. rostrata*, *C. vesicaria* и пр. В неморальной области распространены крупноосоковые болота с *Carex acutiformis*, *C. riparia*, *C. omskiana*. Высокотравные — тростниковые, тростниково-осоковые болота характерны для степной зоны. На Дальнем Востоке типичны вейниковые болота с *Calamagrostis langsdorffii*, *Carex middendorfii*.

Не только по составу флоры и синтаксономии отличаются различные типы травяных низинных болот. В направлении с севера на юг они очень четко различаются по структуре сообществ. Например, анализ изменения средней высоты сообществ травяных болот с севера на юг на территории восточной Европы рисует очень наглядную картину (Юрковская, 1992). Лесные болота также типичны для бореальной и неморальной областей. На севере бореальной области европейской части России это преимущественно березовые и елово-березовые топи, особенно широко распространенные в Предуралье.

Начиная с южной тайги и в неморальной области, включая лесостепь, в Европейской России широко распространены черноольховые топи. В Сибири *Alnus glutinosa* отсутствует, но лесные топи, особенно для южной Сибири (Лапшина, 2003), очень характерны. В Сибири их называют местным названием «согра». Они имеют хорошо развитый смешанный древостой из *Betula pubescens*, *Pinus sibirica* и пр. В Восточной Сибири и на Дальнем Востоке встречаются так называемые сфагновые мари с ярусом кустарниковых берез и разреженным древостоем из лиственниц (*Larix gmelinii*, *L. cajanderi*).

Таким образом, наблюдается четкая картина последовательной широтной смены типов болот с севера на юг. Эти изменения коррелируют с биоклиматическими зонами. В направлении с севера на юг изменяется не только флора и растительность болот, но и их морфология, строение торфяной залежи, гидрологический режим. В этом направлении меняются крупные группы болотных массивов, объединяющие, в свою очередь, региональные типы.

Региональные типы болот формируются внутри групп за счет изменений, происходящих по градиенту океаничность—континентальность в направлении запад—восток или, точнее, в двух направлениях — от запада (субатлантики) и от востока (Тихого океана) до ультраконтинентальной Восточной Сибири. Эти изменения отражаются главным образом во флористическом составе и на изменении синтаксономических единиц низкого уровня.

Один из основных выводов проведенного анализа заключается в том, что нет зоны господства какого-либо одного типа или группы типов болот, как представляют это сторонники выделения болотных зон (Кац, 1948; Боч, Мазинг, 1979, и др.). В каждой широтной зоне или подзоне, полосе распространен не один региональный тип болот, а несколько, подобно тому как в биоклиматических зонах распространены определенные типы растительности, представленные синтаксонами высокого уровня. Например, в тайге чередуются темнохвойные (еловые, пихтовые, кедровые) леса и светлохвойные (сосновые, лиственничные).

Благодарности

Данная публикация, посвященная анализу болот России, в значительной мере обусловлена нашим участием в коллективном проекте по составлению фитоэкологической карты Азии.

Работа осуществлена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-49302).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики // Комаровские чтения. Вып. 29. Л., 1977. 188 с.

Алексеева Р. Н. Болота Припечорья. Л., 1988. 136 с.

Боч М. С., Мазинг В. В. Экосистемы болот СССР. Л., 1979. 183 с.

Богдановская-Гиенэф И. Д. Типы верховых болот СССР // Тр. 2-го Всесоюз. геогр. съезда. М., 1949. Т. 3. С. 144—152.

Елина Г. А. Аптека на болоте: путешествие в неизведанный мир. СПб., 1993. 496 с.

Елина Г. А., Кузнецов О. Л., Максимов А. И. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л., 1984. 128 с.

Галкин Е. А. Болотные ландшафты и принципы их классификации // Сб. научных работ Ботанического института им. В. Л. Комарова, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны (1941—1943). Л., 1946. С. 139—156.

Галкина Е. А. Болотные ландшафты Карелии и принципы их классификации // Торфяные болота Карелии. Петрозаводск, 1959. С. 3—48.

Грибова С. А., Юрковская Т. К. К географии полигональных болот европейской части СССР // География и природные ресурсы. 1984. Вып. 2. С. 41—46.

Исаченко Т. И., Лавренко Е. М. (ред.). Карта растительности европейской части СССР. М 1 : 2 500 000. М., 1979. 4 листа.

Карта растительности СССР для высшей школы. М 1 : 4 000 000. М., 1990. 4 листа.

Кац Н. Я. Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. М., 1948. 320 с.

Кац Н. Я. Болота земного шара. М., 1971. 295 с.

Лапшина Е. Д. Флора болот юго-востока Западной Сибири. Томск, 2003. 296 с.

Прейс А. А. Бугристые болота бассейна реки Хантайки и их динамика // Генезис и динамика болот. М., 1978. С. 43—50.

Пьявченко Н. И. Бугристые торфяники. М., 1955. 278 с.

Растительность СССР. Карта для высших учебных заведений. Масштаб 1 : 4 000 000. (Пояснительный текст и легенда к карте). М., 1990. 31 с.

Ребристая О. В. Флора востока Большеземельской тундры. Л., 1977. 334 с.

Ребристая О. В. Сосудистые растения болотных сообществ полуострова Ямал // Сибирский экологический журнал. 2000. № 5. С. 585—598.

Романова Е. А., Усова Л. И. Геоботаническая и краткая гидрологическая характеристика болотных ландшафтов водораздела рек Вах и Вахтинский Еган Западной Сибири // Тр. Государственного гидрологического института. 1969. Вып. 157. С. 98—122.

Смагин В. А. О растительности западно-сибирского аапа-болота // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 7. С. 74—76.

Сторожева М. М. Материалы к характеристике болот восточного склона Северного Урала и Зауралья // Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. 1960. Вып. 20. С. 1—54.

Тодосийчук И. В. Типы болот севера Западной Сибири как индикаторы некоторых инженерно-геологических условий // Типы болот СССР и принципы их классификации. Л., 1974. С. 221—227.

Юрковская Т. К. Типы болот Лоухского района КАССР // Уч. зап. Петрозаводского ун-та. Биол. науки. 1964. Т. 42. Вып. 2. С. 34—47.

Юрковская Т. К. Болота // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 300—345.

Юрковская Т. К. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. СПб., 1992. 256 с. (Труды БИН РАН. Вып. 4).

Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова Северо-Запада европейской части СССР. Л., 1932. 376 с.

Цинзерлинг Ю. Д. Растительность болот // Растительность СССР. Л., 1938. Т. 1. С. 325—428.

Bohn U., Neuhäusl R. (eds). Karte der natürlichen Vegetation Europas // Bonn-Bad-Godesberg, 2000. 9 Bl.

Cajander A. K. Studien über die Moore Finnlands // Fennia. 1913. T. 35. S. 1—208.

Davis R. B., Anderson D. S. Classification and distribution of freshwasser peatland in Maine // Northeastern Naturalist. 2001. T. 8. N 1. P. 1—50.

Glaser P. H., Wheeler C. A., Gorham E., Wright H. E. The patterned mires of the Red Lake peatland, northern Minnesota vegetation, water chemistry and landforms // J. Ecology. 1981. Vol. 69. N 2. P. 575—599.

Hofstetter R. H. Wetlands in the United States // A. I. P. Gore (ed.). Ecosystem of the world. Mire: swamp, bog, fen and moor. 1985. Vol. 4B. P. 201—244.

Kivinen E., Pakarinen P. Geographical distribution of peat resources and major peatlands complex types in the world // Ann. Acad. Sci. Fenn. 1981. Ser. A. III. Vol. 132. P. 11—28.

Kuznetsov O. L. The structure and age of ridge-hollow aapa mire complexes // Univ. Joensuu, Publ. Karelian Institute. 1986. Vol. 79. P. 73—79.

Ruuhijärvi R. Ueber die regionale Einteilung der nordfinnischen Moore // Ann. Bot. Soc. Vanamo. 1960. Vol. 31. N 1. P. 1—360.

Succow M., Josten H. (eds). Landschaftsökologische Moorkunde. Stuttgart, 2001. 622 S.

Wells E. D., Zoltai S. C. Canadian system of wetlands classification and its application to circumboreal wetlands // Aquilo, 1985. Vol. 21. Ser. Bot. P. 45—52.

Zoltai S. C., Pollett F. C. Wetland in Canada: their classification, distribution and use // A. I. P. Gore (ed.). Ecosystem of the world. Mire: swamp, bog, fen and moor. 1983. Vol. 4B. P. 245—268.

SUMMARY

Distribution of mires is distinctly connected with bioclimatic zonation. From tundra to the southern limit of taiga, the following types of mires give way to each other sequentially: polygonal, palsa, ribbed fens (aapa), and raised bogs. In each bioclimatic zone, not a solitary regional type occurs, but several ones, their ranges being overlapped.

УДК 582.999

© M. A. Baranova, C. Jeffrey

LEAF ANATOMY AND THE SYSTEMATICS OF THE *RHIZOPHORACEAE* SENSU LATO

М. А. БАРАНОВА, Ч. ДЖЕФФРИ. АНАТОМИЯ ЛИСТА И СИСТЕМАТИКА СЕМЕЙСТВА *RHIZOPHORACEAE* SENSU LATO

Komarov Botanical Institute RAN
2 Prof. Popov St.
197376 St. Petersburg
Received 16.01.2006

The leaf anatomy of the *Rhizophoraceae* sensu lato is investigated in detail and the pertinent literature is critically reviewed. A family description and a key to tribes based on leaf anatomical features are provided. The taxonomic significance of leaf anatomical characters at the familial, tribal and generic levels is discussed. Leaf-anatomical data generally support the taxonomic division of the *Rhizophoraceae* into the tribes *Macarisieae*, *Gynotrocheae*, *Rhizophoreae* and *Anisophylleeae*. They also suggest that subg. *Weihea* is more distinct from the other subgenera of *Cassipourea* than are the latter from one another, that *C. barteri* is anomalous in the genus and that the Fijian species of *Crossostylis* are most closely related to those of the Solomon Islands and Vanuatu.

Key words: *Anisophylleaceae*, *Cassipourea*, *Crossostylis*, leaf anatomy, *Rhizophoraceae*, taxonomy, tribes.

This paper presents especially the systematic aspects of a study undertaken to augment the data available in the literature on the leaf anatomy of the *Rhizophoraceae* for the preparation of an account of this family (Baranova, Dickie, Sheahan, in press) for the second edition of «Anatomy of the Dicotyledons» (Metcalfe, Chalk, 1979). Taken in the sense of Melchior (1964) and Van Vliet (1976), the *Rhizophoraceae* is a pantropical but mainly Old—World family of 4 tribes, 18 genera and about 180 species (Takhtajan, 1987) of trees and shrubs. The 4 genera of the tribe *Rhizophoreae* are mangroves and form a considerable part of the tropical and subtropical marine forest fringe. The other genera are mostly constituents of the rain forest (Hou, 1958).

The genera are disposed tribally as follows:

Macarisieae: *Anopyxis* Pierre ex Engl.; *Blepharistemma* Wall. ex Benth.; *Comiphyton* Floret; *Macarisia* Thou.; *Cassipourea* Aubl.; *Sterigmapetalum* Kuhlm.

Gynotrocheae: *Carallia* Roxb.; *Crossostylis* J. R. & G. Forst.; *Gynotroches* Bl.; *Pellacalyx* Korth.

Rhizophoreae: *Bruguiera* Lam.; *Ceriops* Arn.; *Kandelia* (DC.) Wight & Arn.; *Rhizophora* L.

Anisophylleeae: *Anisophyllea* R. Br. ex Sabine; *Combretocarpus* Hook. f.; *Poga* Pierre; *Polygonanthus* Ducke.

Previous studies

The most significant previous studies on the leaf structure of the *Rhizophoraceae* are those of Schimper (1893) and Solereder (1908). Solereder's conclusions were often founded on the data of Schimper. Solereder considered the species of *Anisophyllea* and *Ceriops* as well as *Kandelia* to show a tendency to centric structure. The present studies do not support this: the leaf structure of the species of these genera examined is bifacial; in some species of *Cassipourea* subgen. *Weihea* (Spreng.) Alston (*C. malosana* (Bak.) Alston (fig. 1, *3*), *C. mosambicensis* (Brehmer) Alston) it is subisobilateral. Solereder considered that a distinct hypodermis was developed on the lower side of the leaf only in *Bruguiera gymnorrhiza* (L.) Lam. while according to the present study, all the representatives of the *Rhizophoreae* examined and *Poga* have an abaxial hypodermis, mostly of one layer, though *Rhizophora mangle* L. has a 2—3-layered abaxial hypodermis. Solereder considered the guard cells to be depressed. In fact, the guard cells in the *Rhizophoraceae* may be level with the epidermal surface, depressed or slightly elevated. Concerning stomatal types, Solereder noted that the subsidiary cells of some species investigated exhibited no specially characteristic arrangement, whereas the present observations show that the leaves of most of the *Rhizophoraceae* are heterostomatous, but if, as in *Rhizophoreae*, the leaves are homostomatous, then they have the encyclocytic stomatal type. Concerning the hairy covering, Solereder noted that it consisted only of unicellular, pointed hairs with thick or thin walls. Besides this common type, some species of *Pellacalyx* have stellate hairs — comparatively long (*P. axillaris* Korth. (fig. 2, *3*), *P. parkinsonii* Fischer) or very short (*P. cristatus* Hemsl.) sometimes reduced to a single arm (*P. symphiodiscus* Stapf), and *Combretocarpus* has glandular peltate hairs. Solereder noted cork warts in some species of *Rhizophora*, *Carallia* and *Cassipourea*. The present study leads to the conclusion that *Rhizophora*, *Kandelia* and *Carallia* have cork warts and all the remaining genera hydathodes or hydathode-like structures (including the structures interpreted by Schimper (1893) as glands in *Poga*). On the basis of the present observations, all these structures are considered to be homologous; this is in accordance with the observation of Baijnath and Charles (1980) that cork warts in *Rhizophora* occur at maturity at the sites of «water stomata» (Stace, 1965) of immature leaves. With regard to crystals of oxalate of lime, the data from the present study confirm and extend the observations of Solereder on their form and distribution in different tissues and genera.

Solereder pointed out that the sclerenchyma accompanying the vascular bundles was usually weak (or absent) and only in rare cases strongly developed in the form of a ring (*Gynotroches axillaris* Blume). According to the present observations, a sclerenchymatous sheath is present in the overwhelming majority of the species, usually in the form of a ring, with the exception of *Anopyxis*, *Combretocarpus* (fig. 3, *3*) and some species of *Cassipourea* (as adaxial and abaxial arcs), *Kandelia* and *Rhizophora* (adaxial arc) and *Comiphyton* (absent). According to Tomlinson (1986) limited development of the sclerenchymatous sheath is found in all the mangrove genera (*Rhizophoreae*) but *Bruguiera* and *Ceriops* have not been investigated for this feature in the present study.

Since Solereder (1908) the most detailed information on the leaf anatomy of the *Rhizophoraceae* is found in Metcalfe, Chalk (1950) whose account is based mainly on Schimper and Solereder and for *Anopyxis* on the work by Sprague, Boodle (1909). Leaf anatomical studies since the survey of Metcalfe and Chalk (1950) include the following: Duvigneaud et al. (1951), Floret (1987) African *Anisophyllea*; Metcalfe (1952) *Anisophyllea guianensis* Sandw.; Stace (1966) epidermal structures of mangrove genera; Wanderley, Das (1973) *Rhizophora*; Geh Siew Yin, H. Keng (1974) *Anisophyllea, Carallia*, *Gynotroches*, *Pellacalyx*; Rao et al. (1978) *Rhizophora* foliar sclerids; Baijnath, Char-

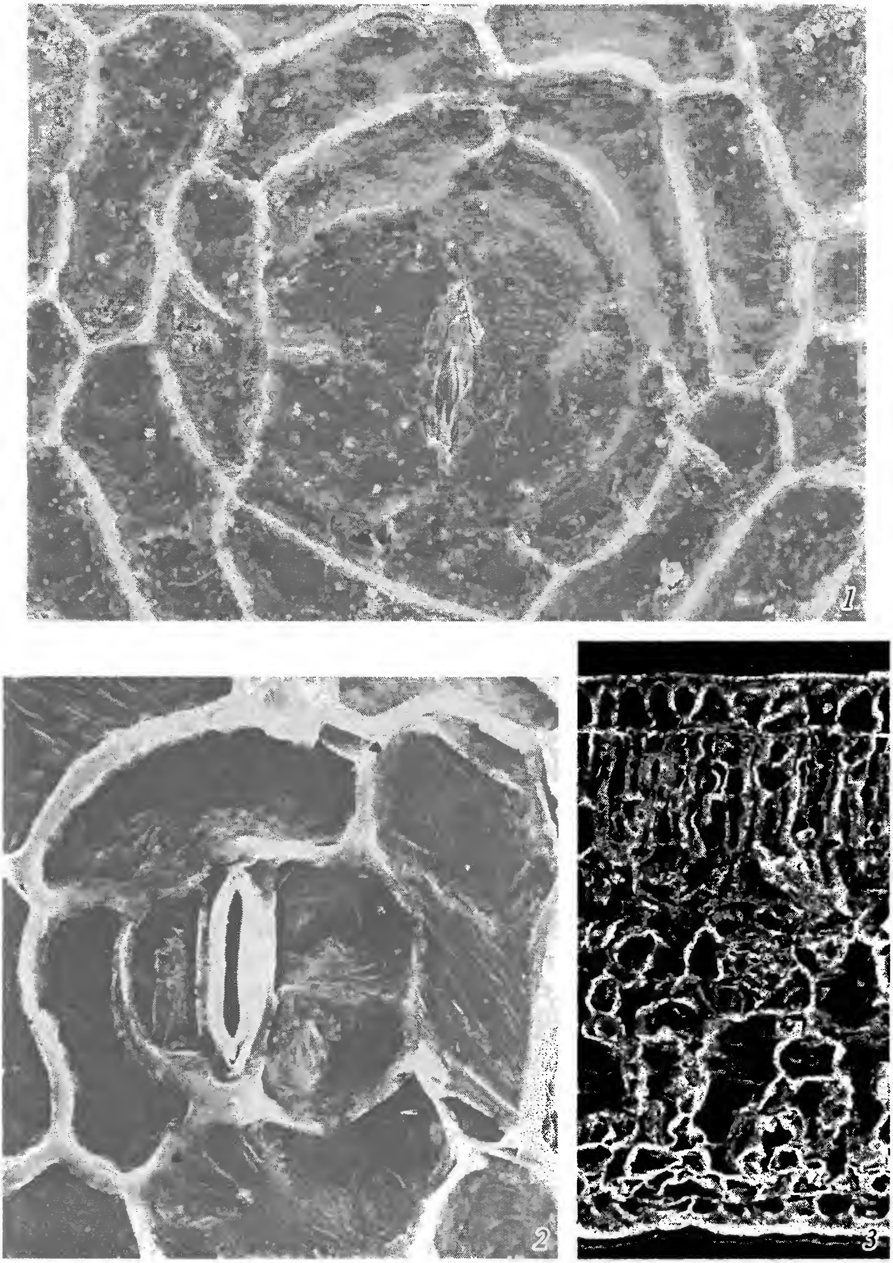


Fig. 1. Internal cuticular sculpturing — stomata: *Gynotrocheae*: *1* — *Pellacalyx lobbii* (Hook. f.) Schimp., ×1100; *2* — *Carallia suffruticosa* Ridl., ×1000. Structure in transverse section — leaf lamina: *Macarisieae*: *3* — *Cassipourea malosana* (Bak.) Alston, ×260.

les (1980) *Rhizophora*, (1981) *Bruguiera*; Vincent, Tomlinson (1983), Dengler et al. (1989) *Anisophyllea disticha* (Jack) Baill.; Rao (1985) mangrove genera and *Gynotroches*; Keating (1986) leaf architecture; Fehrenbach, Barthlott (1988) epicuticular wax of *Anisophyllea*, *Poga*, *Polygonanthus*; Keating, Randrianasolo (1988) leaf architecture, 18 genera; Vasilyeva, Vasilyev (1988) *Bruguiera*, *Rhizophora*; Seshavatharam, Sri-

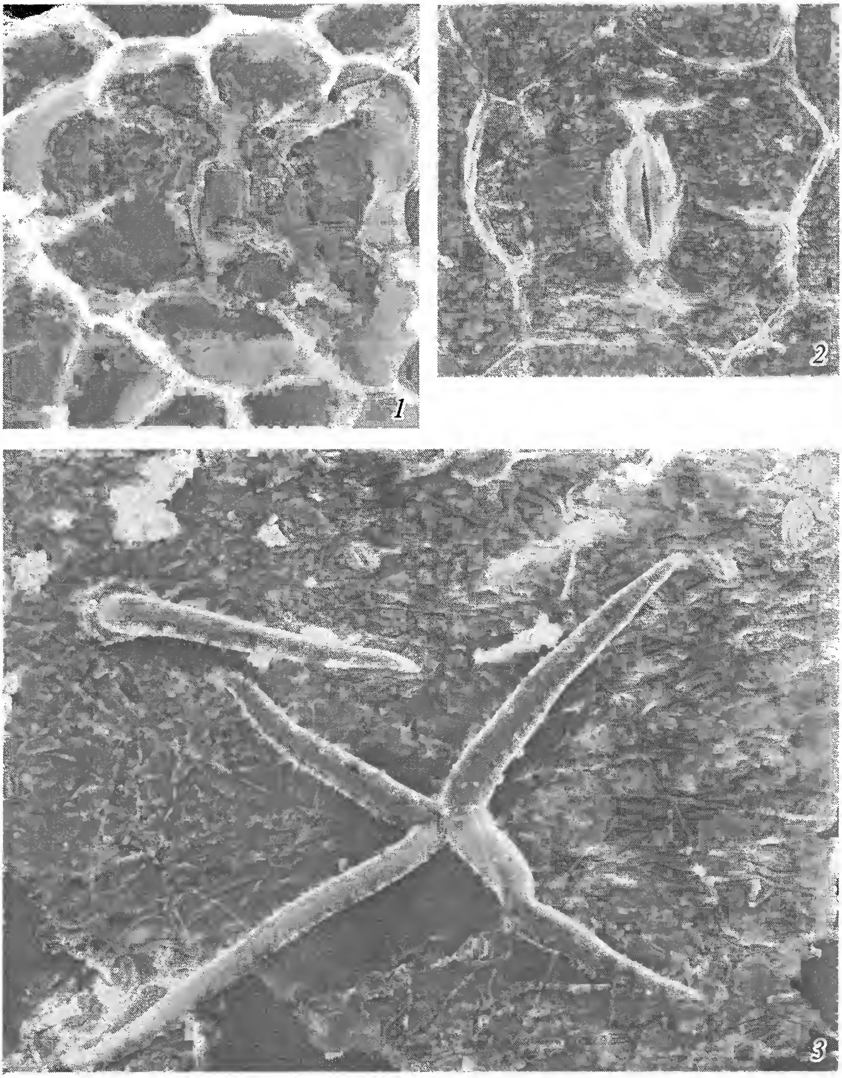


Fig. 2. Internal cuticular sculpturing — stomata: *Anisophylleeae*: *1* — *Anisophyllea cinnamomoides* (Gardn. et Champ.) Alston, ×1200; *2* — *Anisophyllea griffithii* Oliv., ×780. Simple and stellate trichomes: *Gynotrocheae*: *3* — *Pellacalyx axillaris* Korth., ×360.

valli (1989) *Ceriops*, *Bruguiera*, *Rhizophora*; Klucking (1991) leaf venation, 17 genera; Olowokudejo, Obi-Osang (1993) *Poga*, *Rhizophora*, *Cassipourea*, *Anisophyllea*, *Anopyxis*; Ramassamy, Kannabiran (1996) leaf epidermis and taxonomy (*Bruguiera*, *Carallia*, *Ceriops*, *Rhizophora*); and Das, Ghose (1998) ontogeny.

It is necessary to review the more important of these. Stace (1966) considered that encyclocytic stomata were confined to the tribe *Rhizophoreae*, but the present observations show that this type is also found in other tribes (*Gynotrocheae, Macarisieae*, *Anisophylleeae*).

Geh Siew Yin and Keng (1974) considered the stomata of the genera examined by them to be of the anomocytic type. In fact the present study shows this type to occur as a co-dominant type only in *Gynotroches* and *Pellacalyx* (heterostomatous) and to be comp-

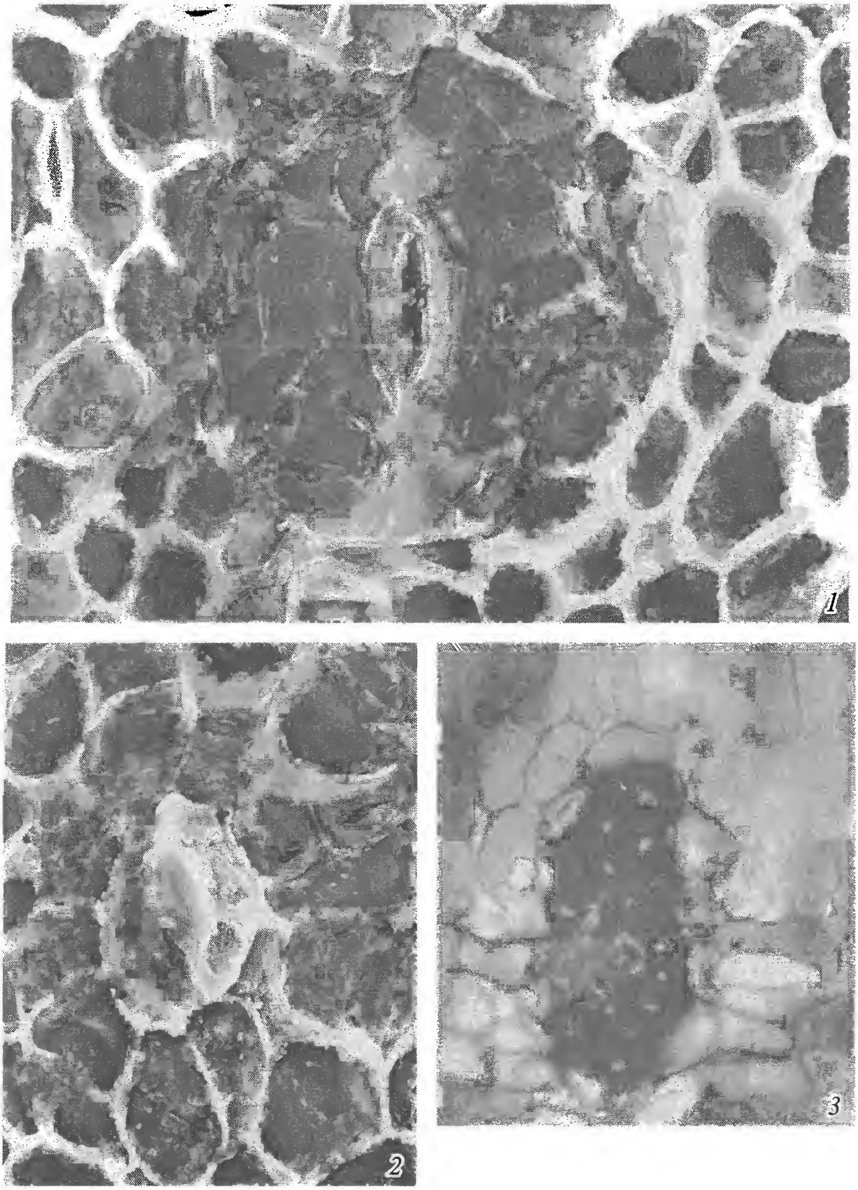


Fig. 3. *Anisophylleeae*: *Combretocarpus rotundatus* (Miq.) Dans. Internal cuticular sculpturing: *1* — Stoma, ×1000; *2* — Peltate glandular trichome base, ×750; *3* — Structure in transverse section — leaf veinlet, ×400.

letely absent from *Carallia brachiata* (Lour.) Merr. (heterostomatous) and *Anisophyllea disticha* (homostomatous, encyclocytic). In their consideration of the epidermis, they employ a somewhat confusing terminology, in which the hypodermis is considered as the inner layer (or layers) of a multiple epidermis. Even allowing for this, some of their observations appear to need confirmation. For example, they consider (in the terminology here employed) the adaxial hypodermis to consist of 1—3 layers in *Gynotroches* and of 2—4 layers in *Pellacalyx*, whereas in the material here studied it is consistently 1-layered.

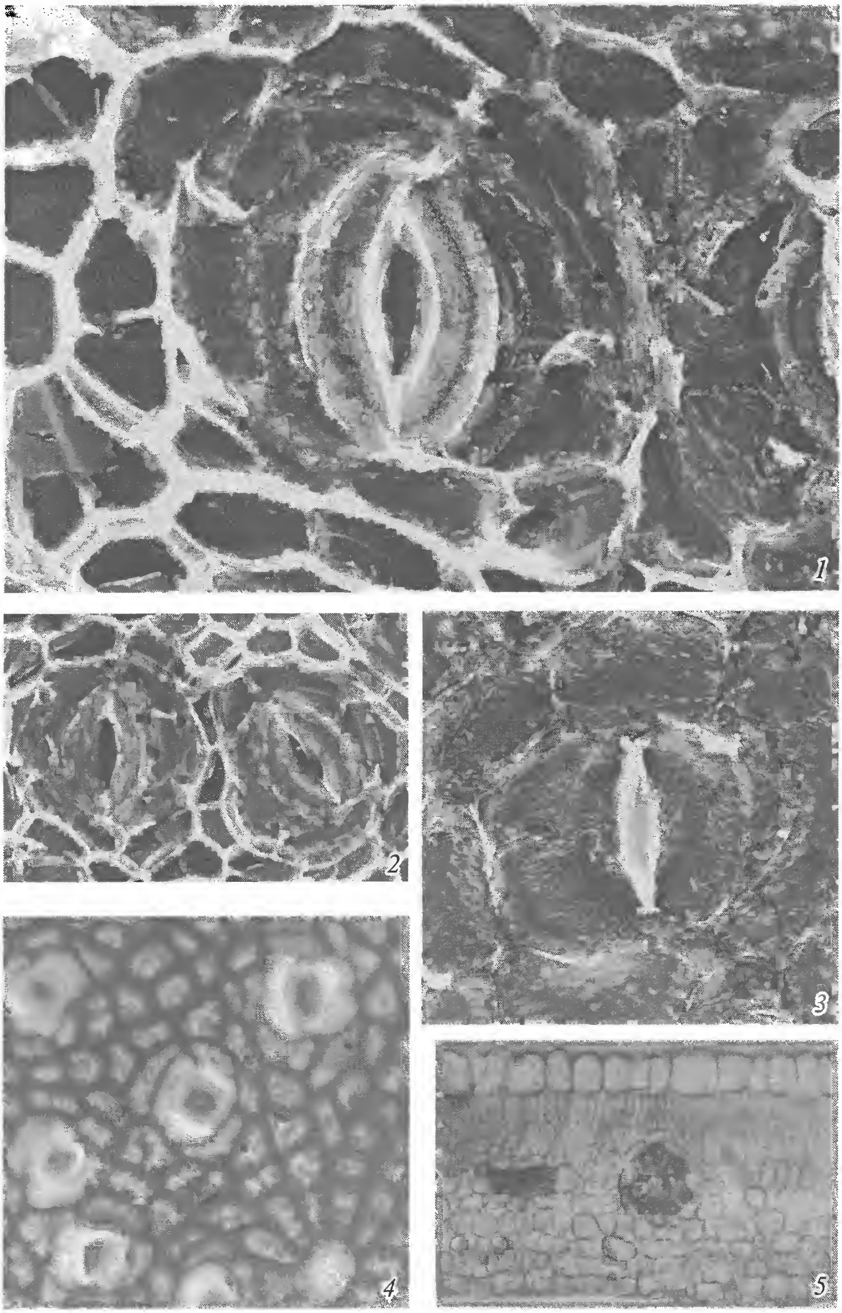


Fig. 4. Internal cuticular sculpturing — stomata: *Rhizophoreae*: *1* — *Kandelia candel* (L.) Druce, ×860 & *2*, ×360. *Gynotrocheae*: *3* — *Carallia borneensis* Oliv., ×600. Abaxial epidermis: *Macarisieae*: *4* — *Cassipourea malosana* (Bak.) Alston, ×400. Structure in transverse section — leaf lamina: *Macarisieae*: *5* — *Cassipourea ceylanica* (Gardn.) Alston, ×110.

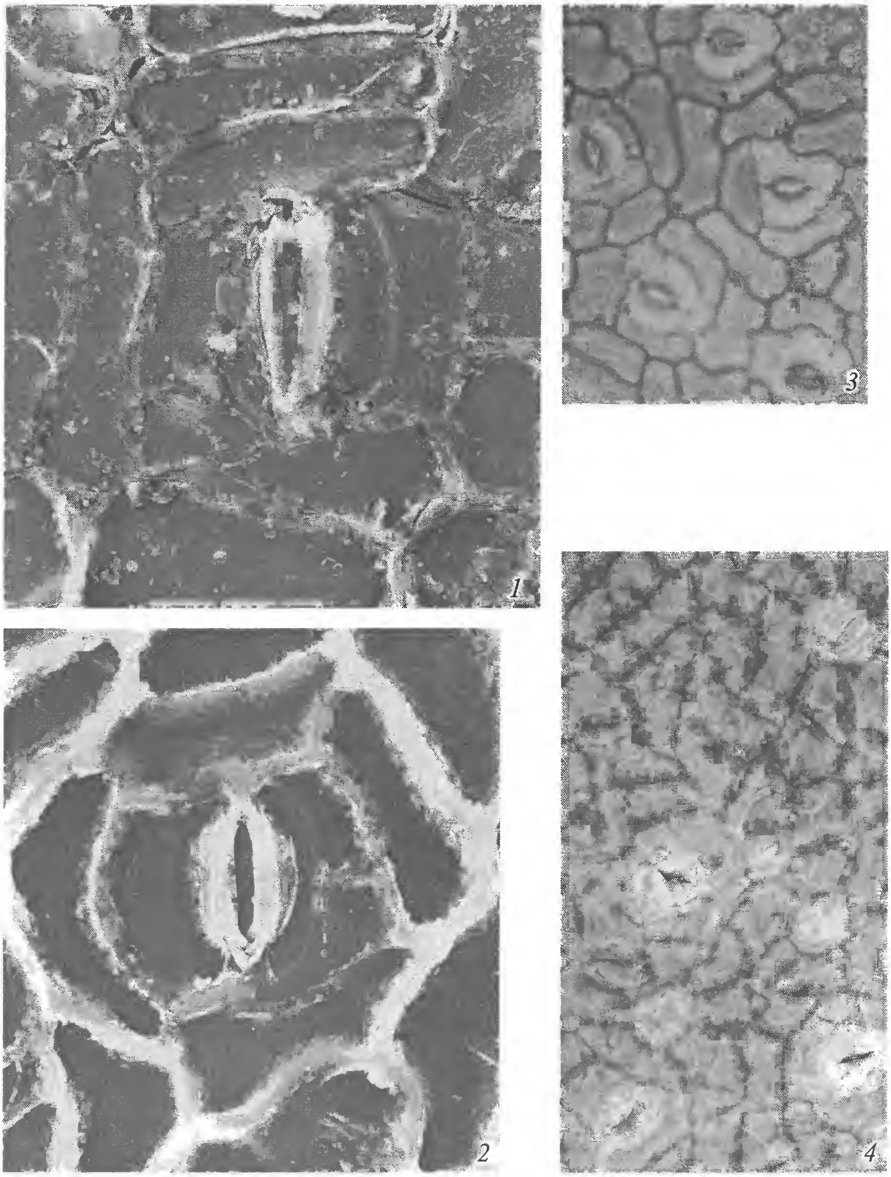


Fig. 5. Internal cuticular sculpturing — stomata: *Gynotrocheae*: *1* — *Gynotroches axillaris* Blume, ×600; *2* — *Carallia brachiata* (Lour.) Merr., ×1200. Abaxial epidermis: *Gynotrocheae*: *3* — *Carallia brachiata* (Lour.) Merr., ×400; *Macarisieae*: *4* — *Cassipourea kamerunensis* (Engl.) Alston, ×400.

Possibly the difference, if real, may be the result of phenotypic variation in response to ecological factors. Moreover, they state that *Carallia brachiata* has a one-layered adaxial hypodermis, but this is at variance with both the present observations and their own fig. 15B, which shows an adaxial hypodermis to be absent from this species. They note a tendency towards formation of isobilateral leaves in *Anisophyllea* (*A. disticha*). The present study has no observations on this species, however this tendency was noted in some species of *Cassipourea* subgen. *Weihea* (*C. malosana* (fig. 1, *3*), *C. mossambicensis*) and *Macarisia* (*M. lanceolata* Baill.).

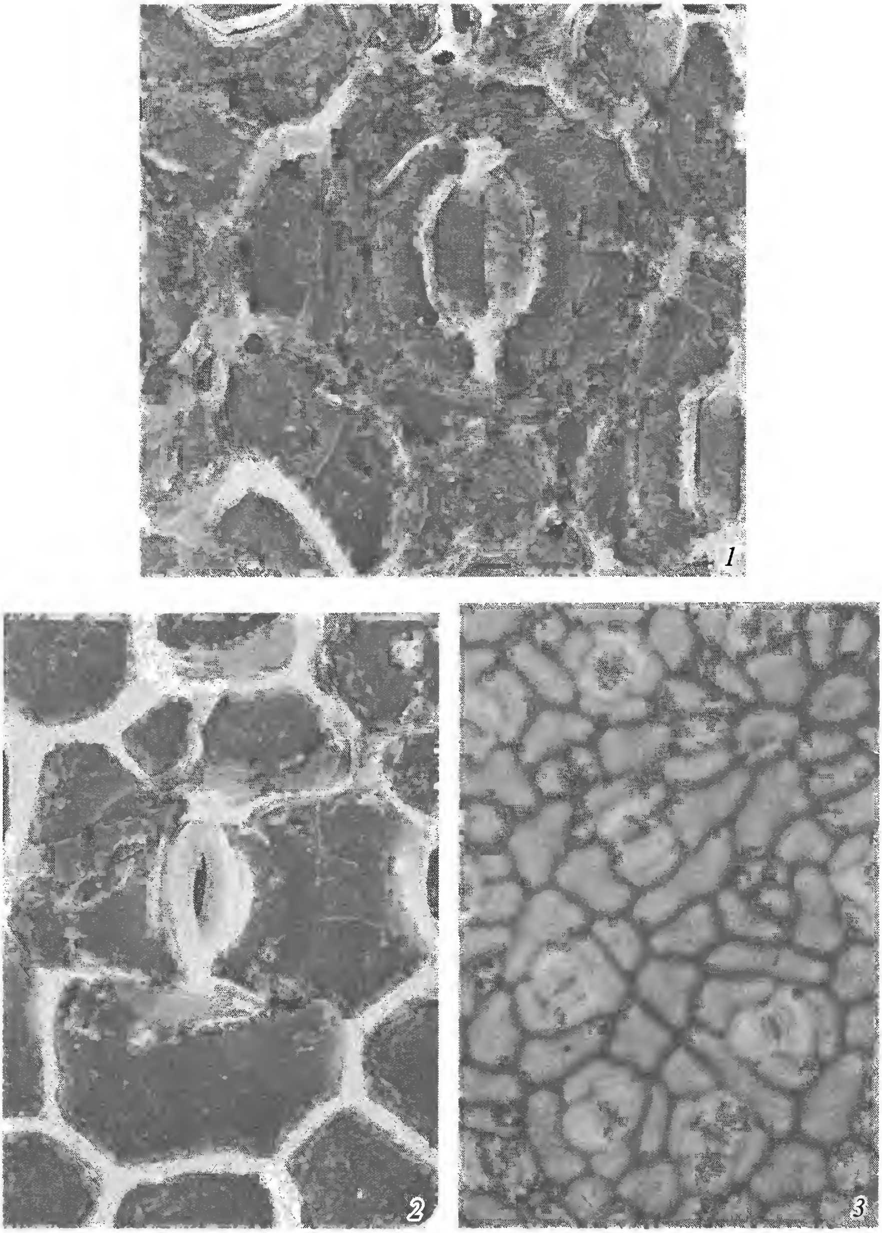


Fig. 6. Internal cuticular sculpturing — stomata: *Anisophylleeae*: *1* — *Poga oleosa* Pierre, ×860; *2* — *Anisophyllea guianensis* Sandw., ×1300. Abaxial epidermis: *Macarisieae*: *3* — *Cassipourea ceylanica* (Gardn.) Alston, ×400.

Like Stace (1966), Keating & Randrianasolo (1988) consider the encyclocytic type of stomatal apparatus to occur only in the *Rhizophoreae* (fig. 4, *1, 2*). As noted above, this type was found to occur also in the other tribes of the family (fig. 2, 1, *2*; 5, *2*; 6, *1*). However, in the *Rhizophoreae* the subsidiary cells are depressed to a greater degree than is found in the other tribes and therefore appear much narrower than those of the other tribes. Thus the encyclocytic type is merely more obvious in the *Rhizophoreae*, because the sub-

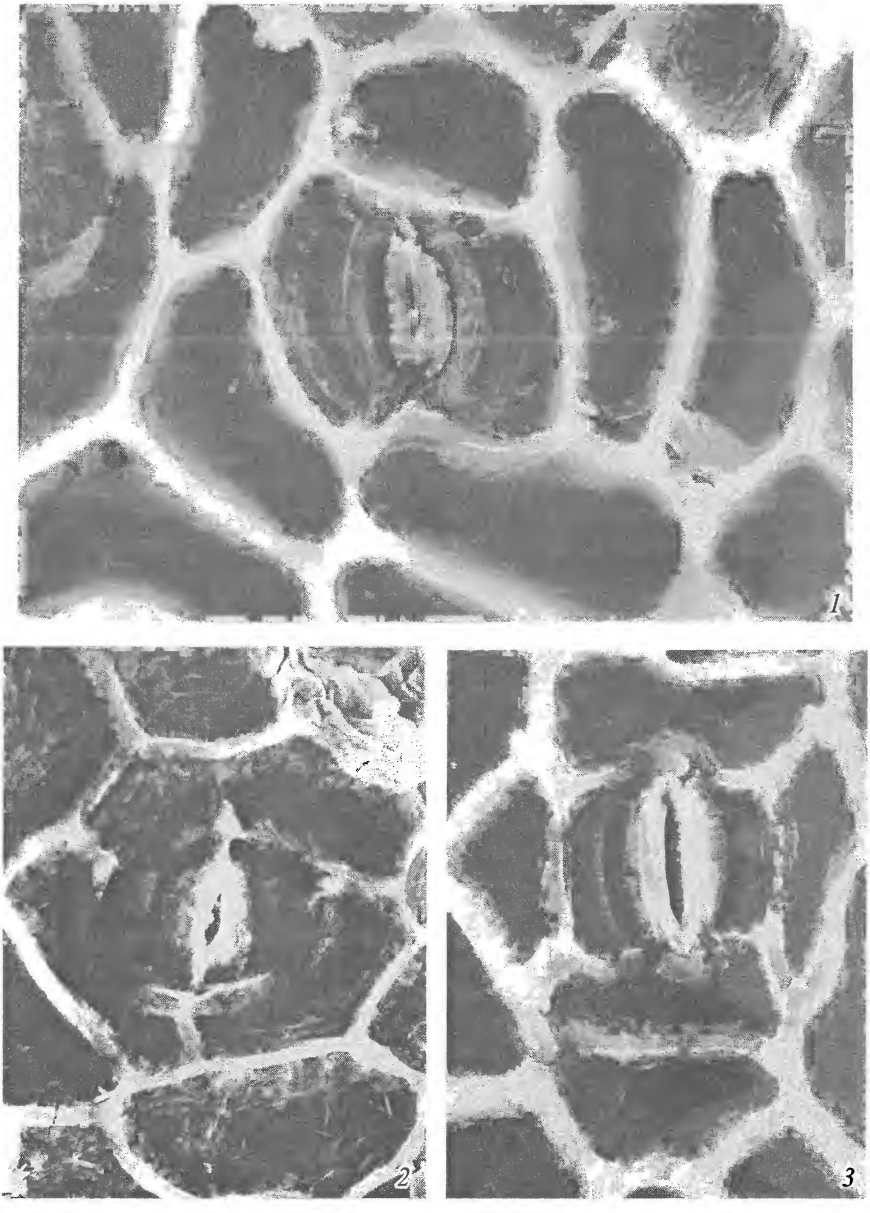


Fig. 7. Internal cuticular sculpturing — stomata: *Macarisieae*: *1* — *Cassipourea ceylanica* (Gardn.) Alston, ×700. *Gynotrocheae*: *2* — *Carallia suffruticosa* Ridl., ×1000; *3* — *Carallia brachiata* (Lour.) Merr., ×1200.

sidiary cells differ more strongly from the ordinary epidermal cells. Furthermore, they state that the brachyparacytic type is the most common in all the other genera but this is not the case; paracytic stomata (fig. 4, *4*; 6, *3*; 7, *1*) occur as one of the dominant types in the *Anisophylleeae* (*Anisophyllea*, some species), *Gynotrocheae* (all genera) and *Macarisieae* (*Cassipourea* subgenus *Weihea* only, *Macarisia*, *Sterigmapetalum* and *Comiphyton*) and as an occasional type elsewhere. There are also some other inaccuracies in the data presented by Keating and Randrianasolo (1988) in their table 2 concerning trichomes.

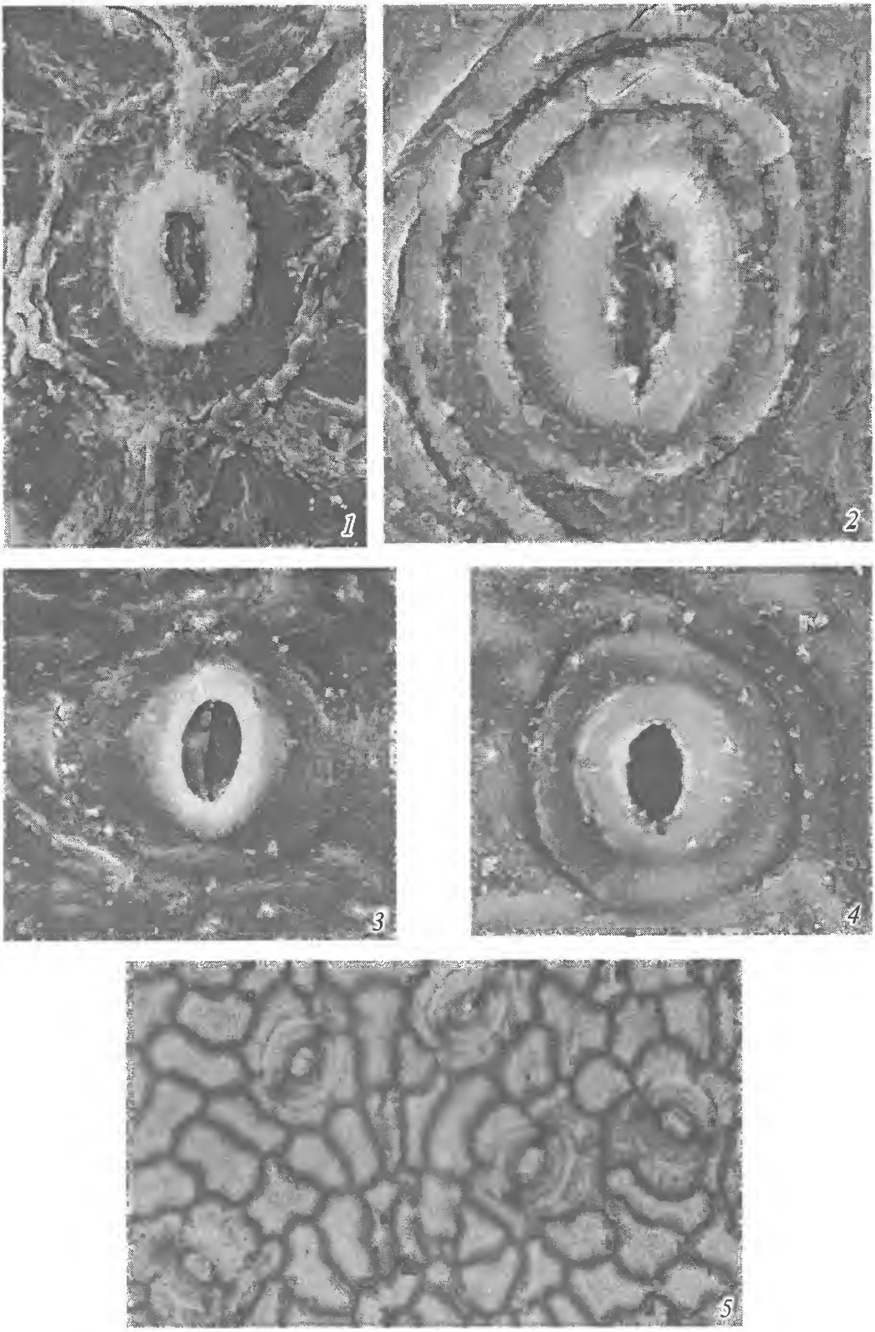


Fig. 8. Surface morphology of stomata: *Anisophylleeae*: *1* — *Anisophyllea disticha* (Jack) Baill., ×1200; *2* — *Poga oleosa* Pierre, ×1500; *3* — *Polygonanthus amazonicus* Ducke, ×1500; *4* — *Anisophyllea guianensis* Sandw., ×1500. Abaxial epidermis: *Anisophylleeae*: *5* — *Anisophyllea guianensis* Sandw., ×400.

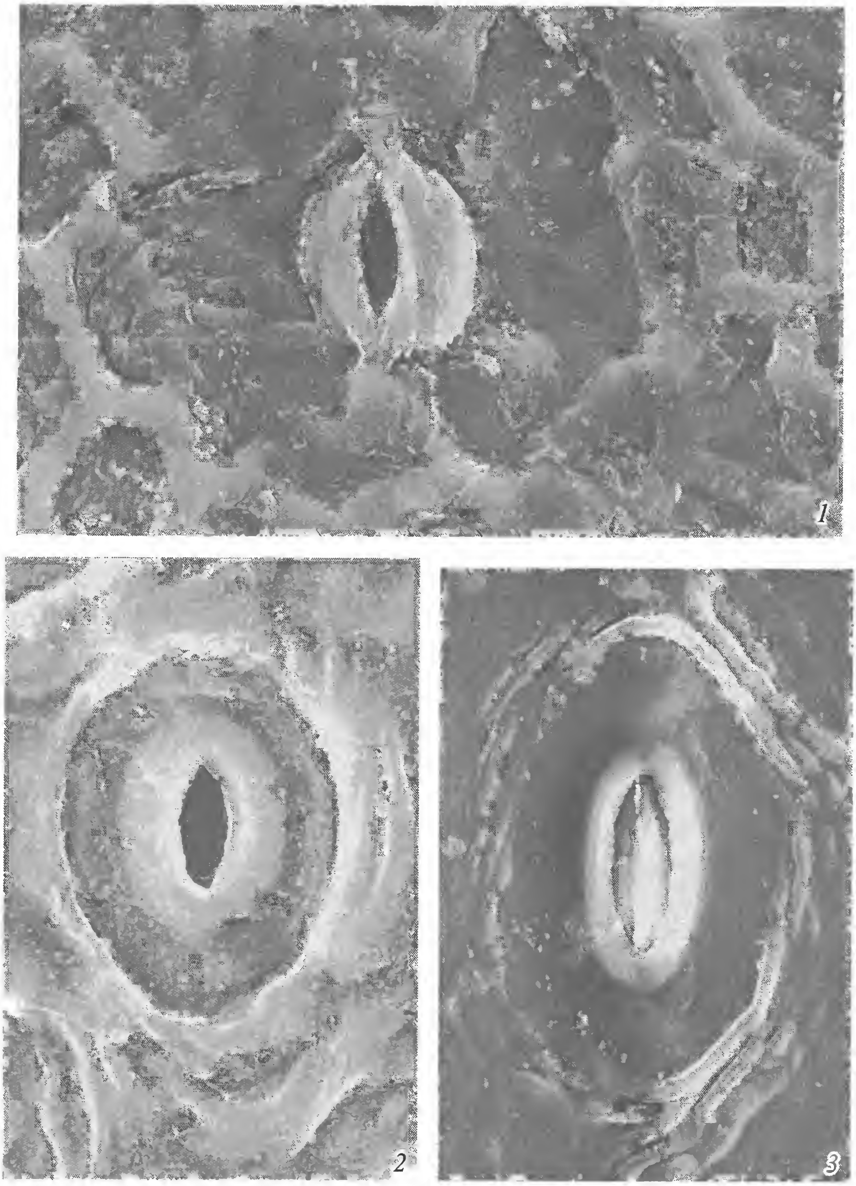


Fig. 9. Surface morphology of stomata: *Anisophylleeae*: *1* — *Combretocarpus rotundatus* (Miq.) Dans., ×1500; *2* — *Anisophyllea cinnamomoides* (Gardn. et Champ.) Alston, ×2000; *3* — *Anisophyllea griffithii* Oliv., ×1300.

They state that trichomes are absent from *Gynotrocheae* whereas in the present study they were observed in *Crossostylis* and *Pellacalyx* (fig. 2, *3*). With respect to the adaxial hypodermis, they state that it is absent from *Gynotrocheae* and *Anisophylleeae* and usually present and 2-layered in *Rhizophoreae*. The present study finds a hypodermis to be always present in *Rhizophoreae* (1-layered in *Bruguiera* and *Kandelia*, 2-layered only in *Ceriops*, 4—5-layered in *Rhizophora*); in the *Gynotrocheae* it is present in all genera except *Carallia*; in the *Anisophylleeae* it is absent only from *Polygonanthus* and some species of *Anisophyllea*. Finally, these authors note that cluster crystals are present in *Macarisieae*

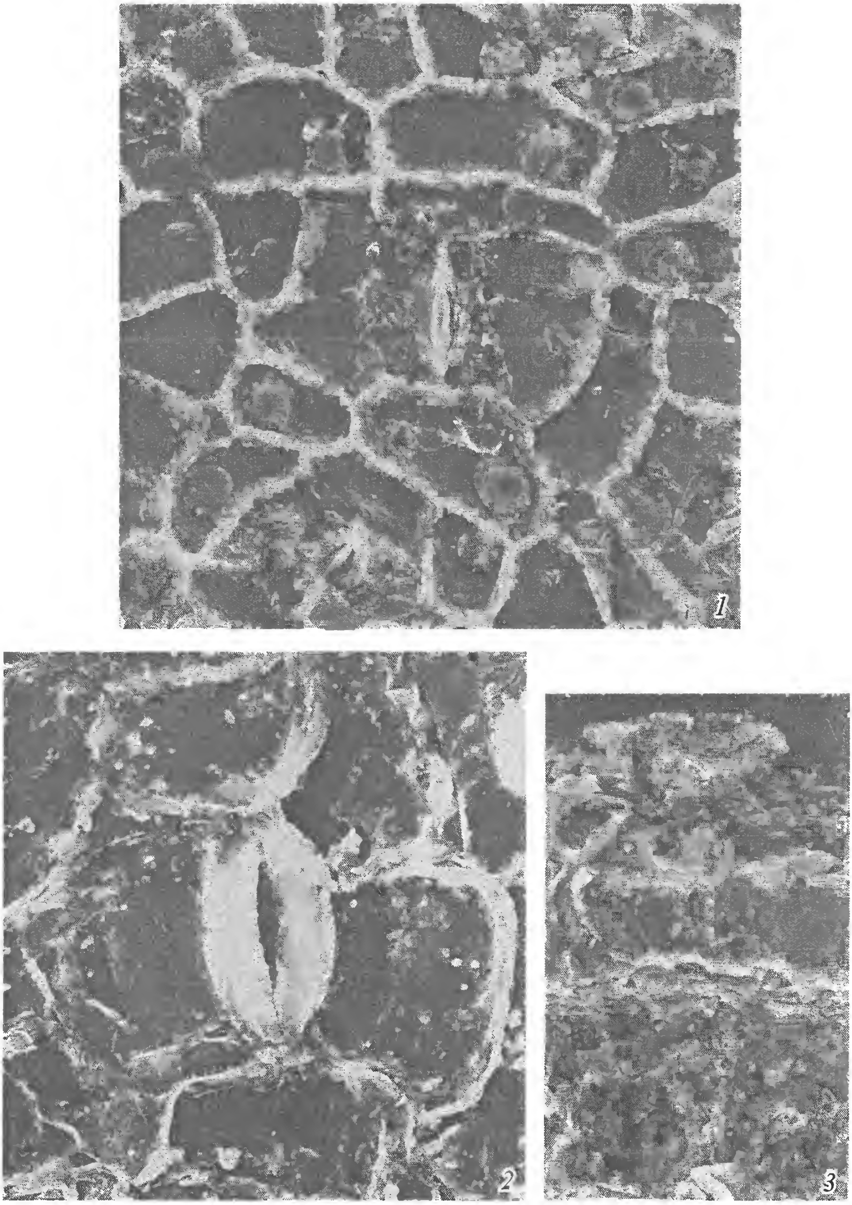


Fig. 10. *Anisophylleeae*: internal cuticular sculpturing — stomata: *1* — *Polygonanthus amazonicus* Ducke, ×780; *2* — *Anisophyllea disticha* (Jack) Baill., ×1500; *3* — Structure in transverse section — peltate glandular trichome: *Combretocarpus rotundatus* (Miq.) Dans., ×360.

together with prismatic crystals only in *Blepharistemma*. In the present study they were found to occur in *Blepharistemma* only in the midrib, but to occur more commonly along with prismatics also in *Comiphyton*.

In the paper by Olowokujedo and Obi-Osang (1993) a number of inaccuracies and an oversimplified presentation of stomatal variation have been noted. For example, they consider that cuticular striations occur only in *Poga* (fig. 8, *2*) whereas in the present study they were found also in *Anisophyllea* (fig. 9, *3*) among the genera they studied. The structures they interpret as hair bases in *Cassipourea congoensis* R. Br. ex DC. and *Poga oleosa* Pierre are simply empty idioblasts; these species were found to be glabrous. While it is true that paracytic stomata occur in all the species of *Anisophyllea* and *Cassipourea* that they studied, it is not (contrary to their statement) the only type, but occurs as a co-dominant or even as an occasional type; likewise, the anisocytic type occurs in *Anopyxis* as a co-dominant type, not as the only type. Their statement that *Poga* has anomocytic stomata is erroneous, as is obvious from their illustration (fig. 3d). Therefore their conclusion that epidermal characters do not support the placement of *Poga* and *Anisophyllea* in the same family is based on inaccurate observation and cannot be maintained. On the contrary, the present study finds epidermal characters (stomatal types, T-shaped cuticular thickenings at stomatal poles (fig. 2, *2*; 3, *1*; 6, *1*, *2*; 8, *1*; 9, *1*; 10, *1*), cuticular striations and presence of hydathodes) strongly support the inclusion of all four genera (*Anisophyllea*, *Poga*, *Combretocarpus* and *Polygonanthus*) in one higher taxon.

Material and methods

Material representing all 18 genera of the family was taken from the herbarium of the Royal Botanic Gardens, Kew (K) and the herbarium of the Komarov Botanical Institute, St. Petersburg (LE). Details of the species and specimens studied are held in the Anatomy Section of the Jodrell Laboratory of the Royal Botanic Gardens, Kew. The anatomical preparations present in the slide collection of the Jodrell Laboratory, Kew, were also examined. Sections were cut on a sliding microtome from the midlamina position, including midrib. Most were stained with safranin and Alcian blue, dehydrated, cleared and mounted in Euparal; some were stained with safranin or unstained and mounted in glycerine jelly. Cuticular preparations were obtained by macerating the herbarium material with Jeffrey's solution (Stace, 1965). Some cleared cuticles were stained in safranin in 50 % alcohol or with safranin and Alcian blue, dehydrated, cleared in Histo-clear and mounted in Euparal; others were stained with safranin and mounted in glycerine jelly. Other cleared unstained cuticles were examined with the SEM as detailed below.

For scanning electron microscopy small pieces of leaf material were fixed to SEM stubs by double-sided Sellotape, coated with gold and examined under a JEOL scanning electron microscope.

Observations

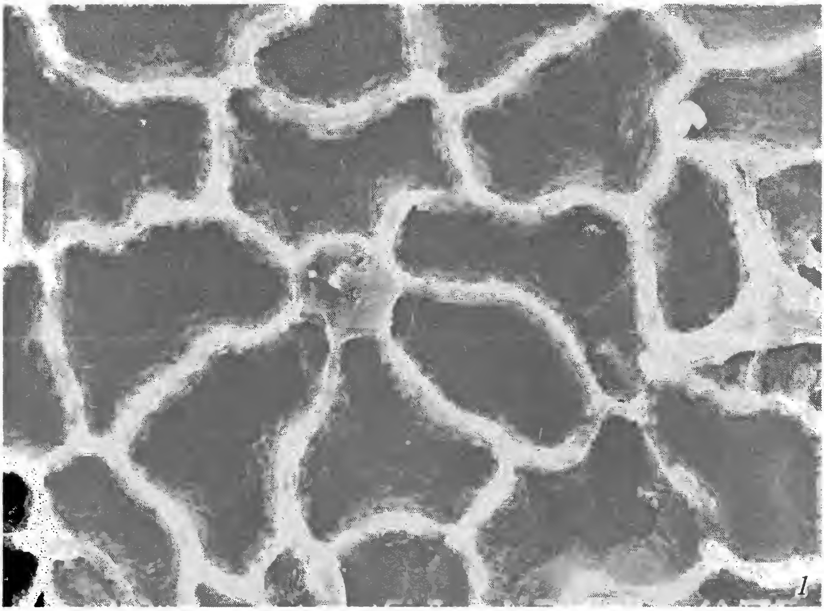
Family desription

Lamina in surface view.

Leaf surface: glabrous or with simple unicellular hairs, mostly on abaxial surface, in *Pellacalyx* stellate hairs (fig. 2, *3*) also present, in *Combretocarpus* hairs glandular, peltate (fig. 3, *2*; 10, *3*; 11, *2*); wax flakes (fig. 8, *2—4*; 9, *1*, *2*) present in *Anisophylleeae*; cork warts or hydathodes present in all genera of *Anisophylleeae* and *Rhizophoreae* and in *Carallia* and *Cassipourea*, absent from other genera of *Gynotrocheae* and *Macarisieae*.

Cuticular surface: granular (fig. 2, *2*; 4, *3*); in *Anisophylleeae* and *Rhizophoreae* and in some species of *Cassipourea* subgen. *Weihea*, the granules are arranged in rows, giving the appearance of striae.

Stomata: all genera hypostomatal; *Gynotrocheae* strongly heterostomatous, *Rhizophoreae* homostomatous, *Macarisieae* and *Anisophylleeae* intermediate; dominant sto-



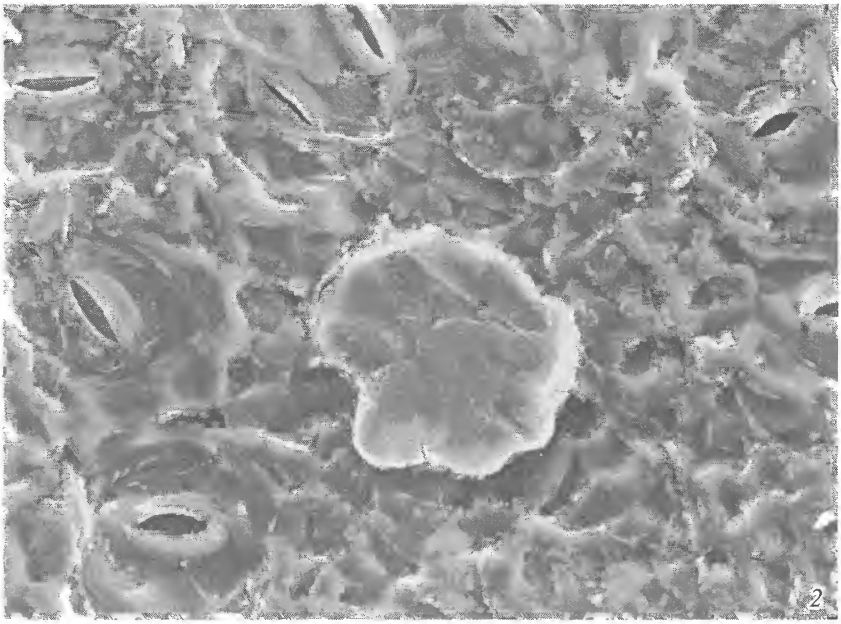


Fig. 11. Internal cuticular sculpturing — cluster crystal: *Gynotrocheae*: *1* — *Carallia brachiata* (Lour.) Merr., ×1000; *2* — Surface morphology: glandular peltate trichome: *Anisophylleeae*: *Combretocarpus rotundatus* (Miq.) Dans., ×600.

matal types encyclocytic (fig. 2, *1*, *2*; 4, *1*, *2*; 5, *2*; 6, *1*), anisocytic (fig. 12, *3*), paracytic (fig. 4, *4*; 5, *2*; 6, *3*), stephanocytic (fig. 10, *2*), laterocytic (fig. 4, *4*; 13, *3*) and helicocytic (fig. 12, *1*, *2*); other stomatal types (staurocytic (fig. 8, *5*), tetracytic (fig. 5, *1*) and anomocytic) occasional; stomatal outline spindle-shaped or elliptical to circular (fig. 8, *1—4*; 9, *1—3*; 14, *1—5*; 15, *1—3*; 16, *1*), in *Rhizophoreae* subrhomboidal (fig. 16, *2*).

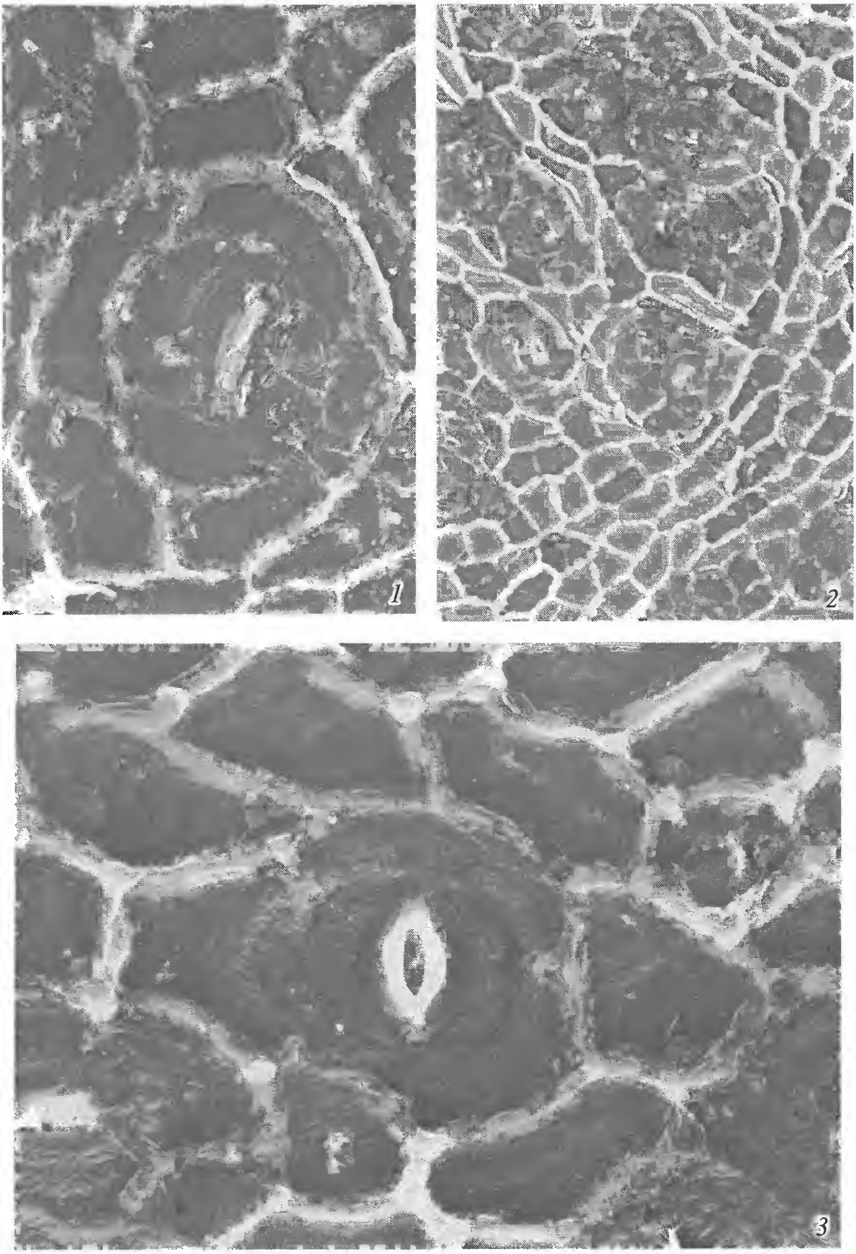


Fig. 12. Internal cuticular sculpturing — stomata: *Macarisieae*: *1* — *Anopyxis kleiniana* (Pierre) Engl., ×1000; *2* — *Anopyxis kleiniana* (Pierre) Engl., ×300; *3* — *Cassipourea elliptica* Poir., ×1000.

Epidermal cells: polygonal or irregular in outline, anticlinal walls straight to slightly curved or sometimes undulate (fig. 4, *4*; 5, *3*, *4*; 6, *3*; 8, *5*; 12, *2*; 13, *2*), pitted; enlarged subcircular cells (fig. 4, *4*; 6, *3*; 18, *3*) visible in some species.

Lamina in transverse section.

Epidermis: usually 1-layered (fig. 1, *3*; 4, *5*), occasionally 2-layered on adaxial surface (*Anopyxis* and *Cassipourea*) or on both surfaces (*Kandelia*); cells usually rectangular

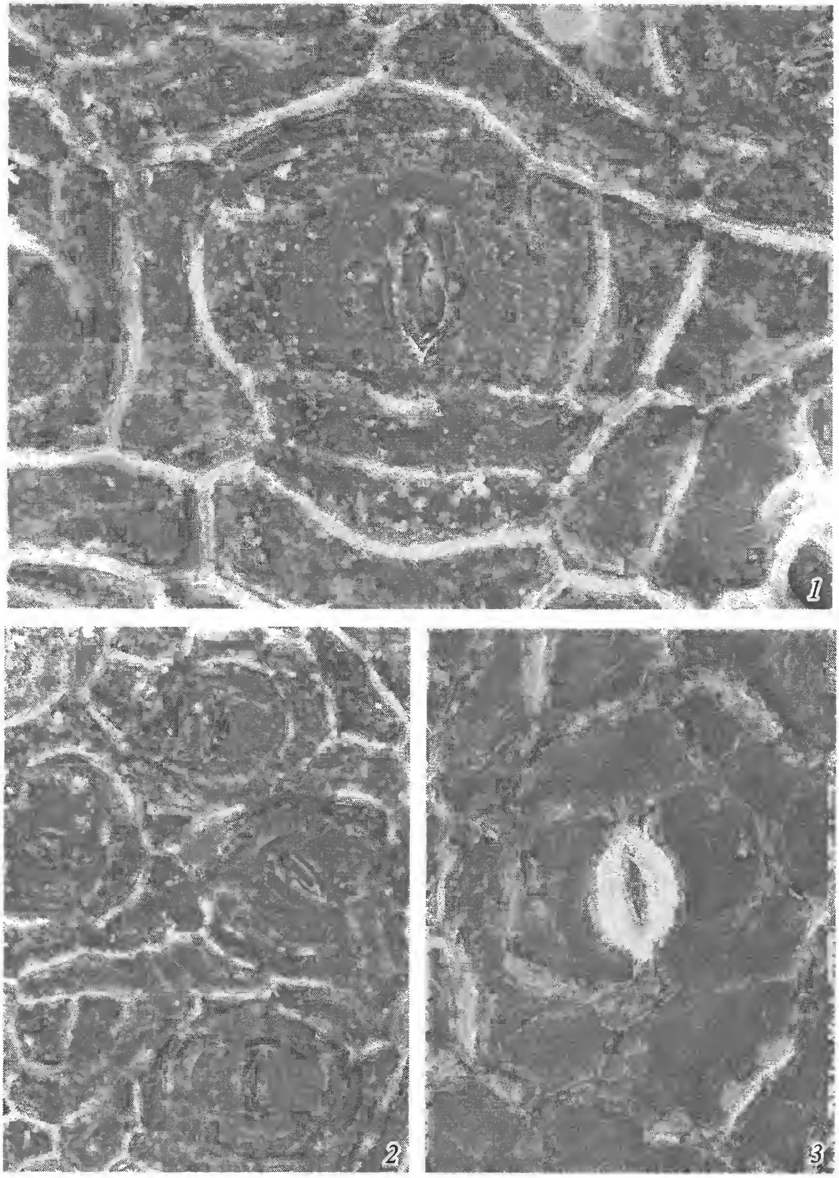


Fig. 13. Internal cuticular sculpturing — stomata: *Gynotrocheae*: *1* — *Pellacalyx lobbii* (Hook. f.) Schimp., ×1100; *2* — *Pellacalyx lobbii* (Hook. f.) Schimp., ×480; *3* — *Carallia longipes* Ding Hou, ×1100.

to square, higher than wide or wider than high, in *Polygonanthus* cells of adaxial surface elongated, palisade-like; enlarged apparently empty epidermal or subepidermal cells present in most genera; stomata level with epidermal cells, or slightly raised or slightly depressed.

Hypodermis: commonly present on adaxial surface but absent from *Blepharistemma*, *Comiphyton*, *Cassipourea* (except for *C. barteri* (Hook. f. ex Oliv.) N. E. Br.), *Carallia*, *Polygonanthus* and many species of *Anisophyllea*, present on abaxial surface in only *Rhizophoreae* and *Poga*; usually of 1—3 layers (of 4—5 layers on adaxial surface in *Rhizophora*).

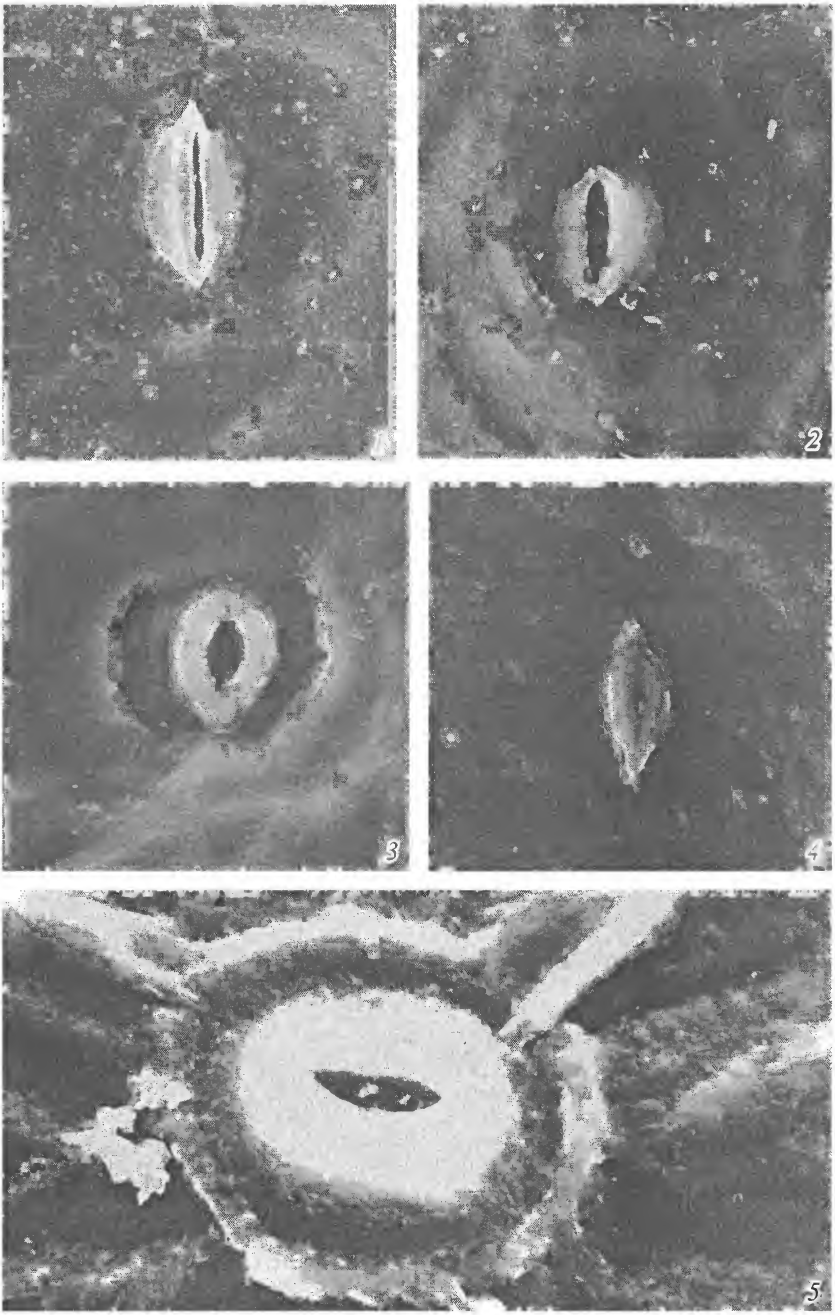


Fig. 14. Surface morphology of stomata: *Macarisieae*: *1* — *Anopyxis kleiniana* (Pierre) Engl., ×1500; *2* — *Cassipourea ugandensis* (Stapf) Engl., ×1500; *3* — *Cassipourea ceylanica* (Gardn.) Alston, ×1500; *4* — *Cassipourea kamerunensis* (Engl.) Alston, ×1500; *5* — *Cassipourea sericea* (Engl.) Alston, ×1800.

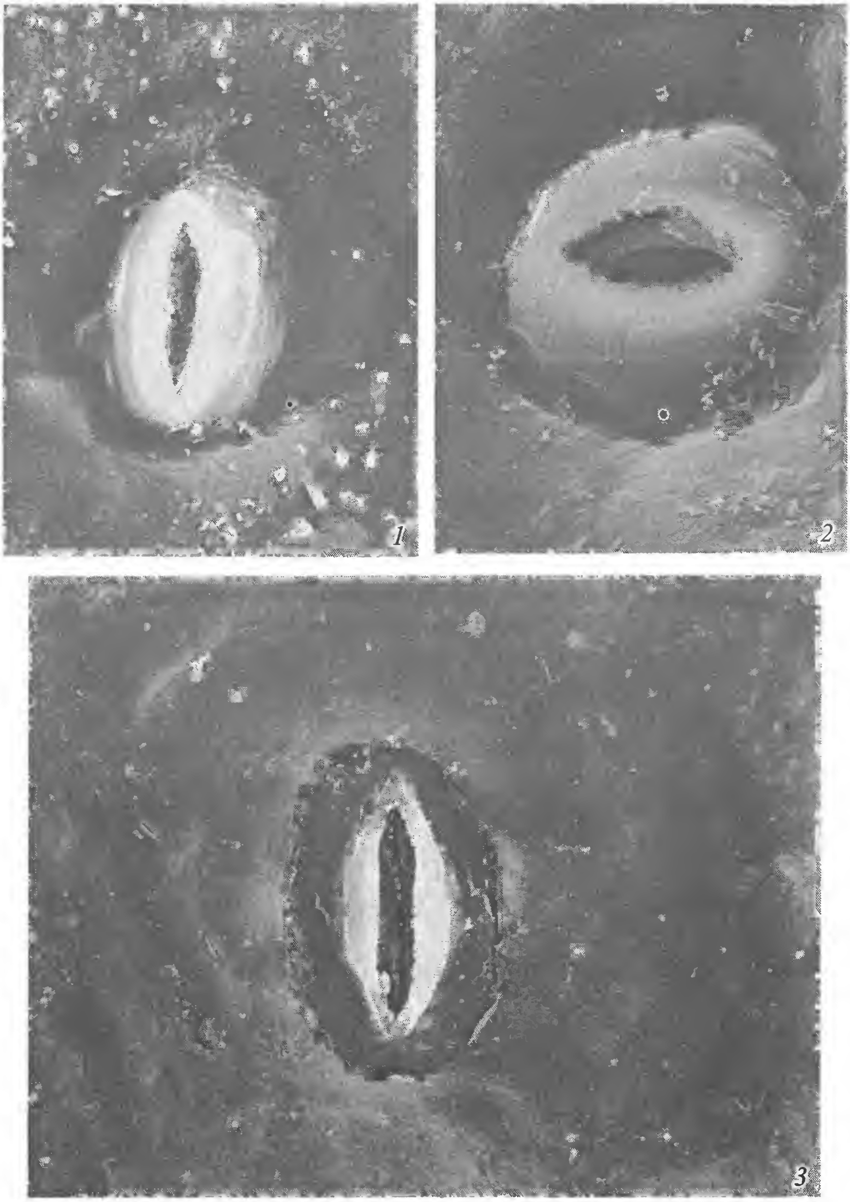


Fig. 15. Surface morphology of stomata: *Gynotrocheae*: *1* — *Carallia suffruticosa* Ridl., ×1500; *2* — *Carallia borneensis* Oliv., ×1400; *3* — *Pellacalyx lobbii* (Hook. f.) Schimp., ×1500.

Mesophyll: bifacial, but subisobilateral in two species of *Cassipourea* subgen. *Weihea* and one species of *Macarisia*; palisade mesophyll (fig. 1, *3*; 4, *5*) of 2—3 layers of cells, in some species of *Cassipourea* subgen. *Weihea* and in *C. barteri* of 4—5 layers, in *Anisophylleeae* the outer layer of more elongated cells; spongy mesophyll more or less compact in *Anisophylleeae* and some species of *Macarisieae* (*Cassipourea* (fig. 4, *5*) and *Comiphyton*).

Veins: embedded, in *Macarisieae* transcurrent; at least the larger with two bundle sheaths (fig. 3, *3*; 4, *5*); inner sheath of sclerenchymatous cells, complete or absent laterally; outer sheath a complete single layer of parenchymatous, sometimes lignified, cells.

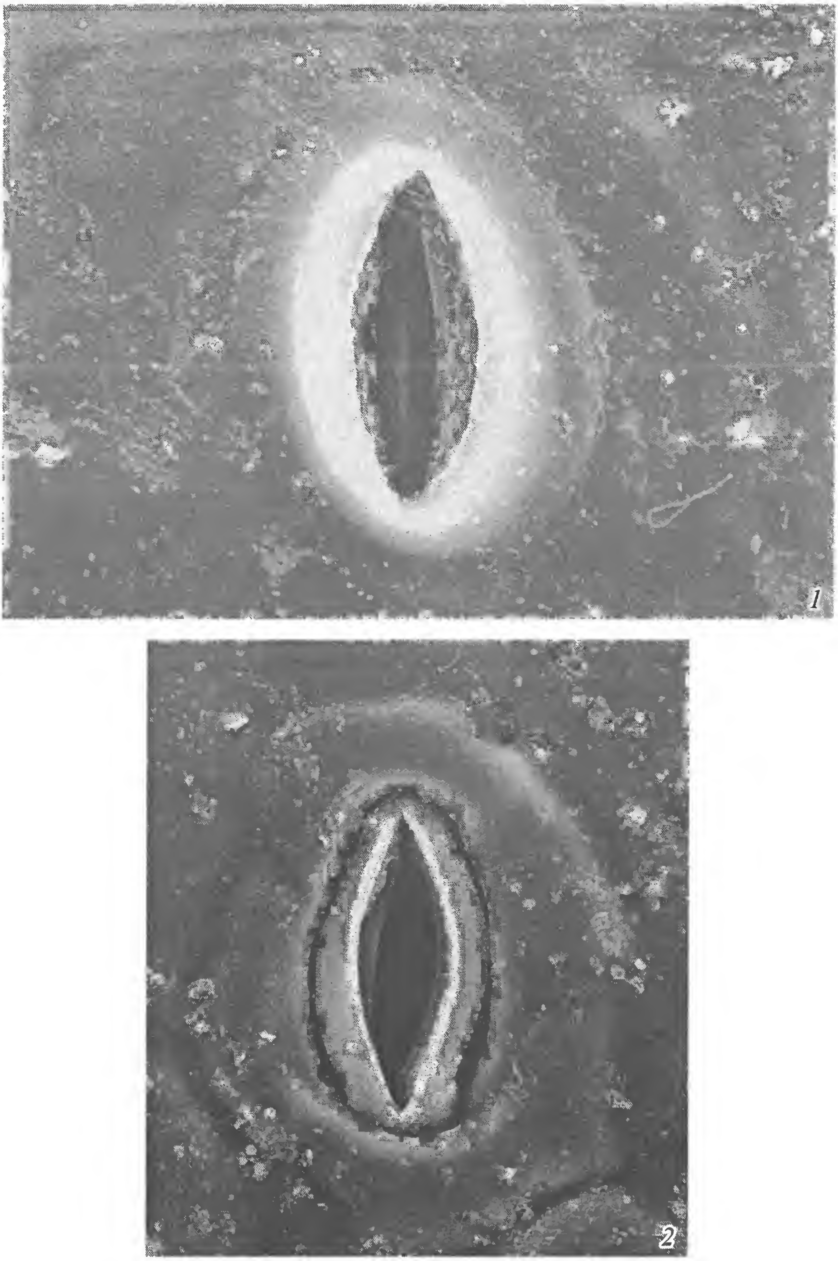


Fig. 16. Surface morphology of stomata: *Gynotrocheae*: *1* — *Gynotroches axillaris* Blume, ×1500. *Rhizophoreae*: *2* — *Kandelia candel* (L.) Druce, ×1000.

Midrib: adaxial surface flat or slightly depressed or with a slight to rarely prominent ridge, abaxial surface with a prominent, sometimes ribbed ridge; main vascular strand basically collateral, semicircular, broadly u-shaped with incurved margins, omega-shaped (fig. 17, *2*), obtusely elliptical (fig. 18, *1*, *2*) or o-shaped (fig. 17, *1*); vascular tissue in one block or rarely with a few accessory lateral bundles (*Pellacalyx*), usually surrounded by a strongly-developed sclerenchymatous sheath (fig. 17, *1*, *2*; 18, *1*), the sheath poorly deve-

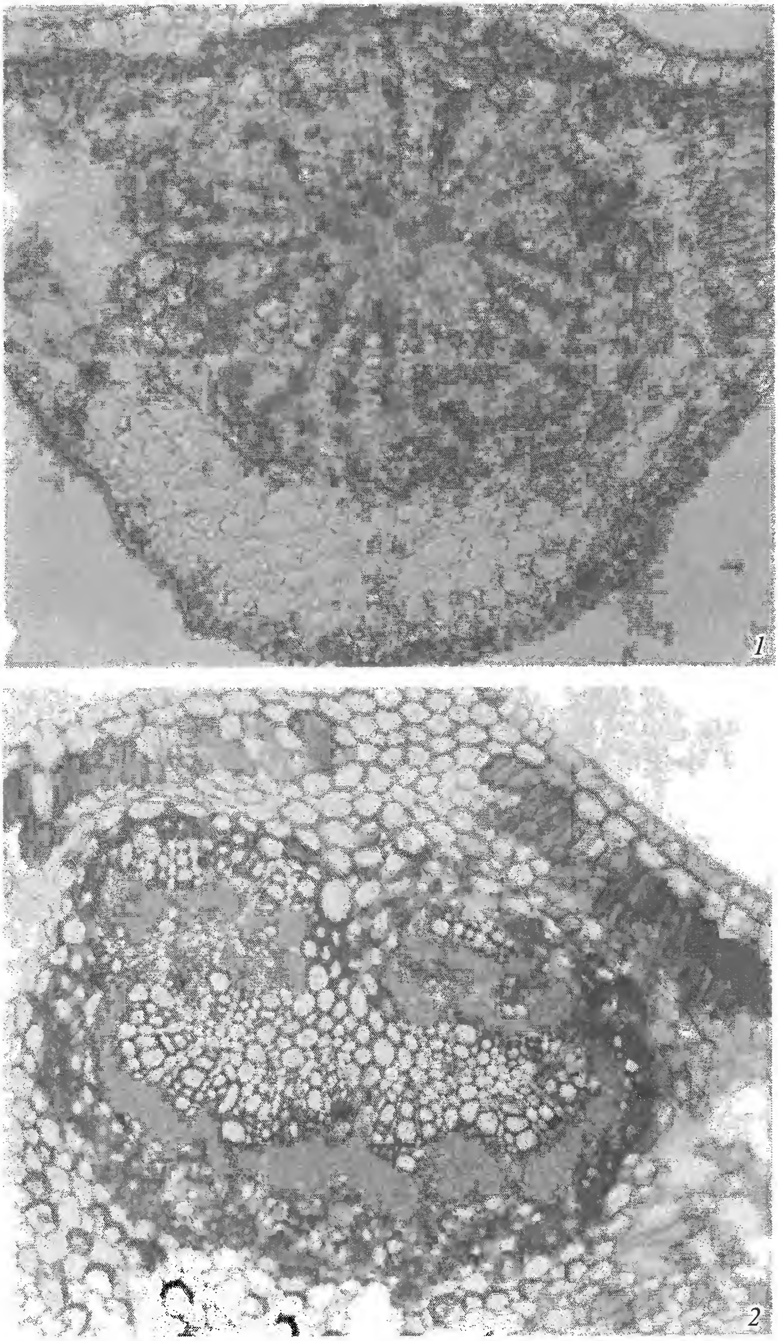
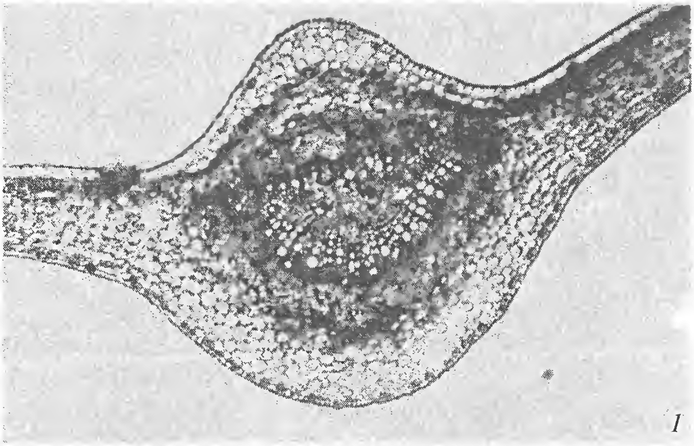
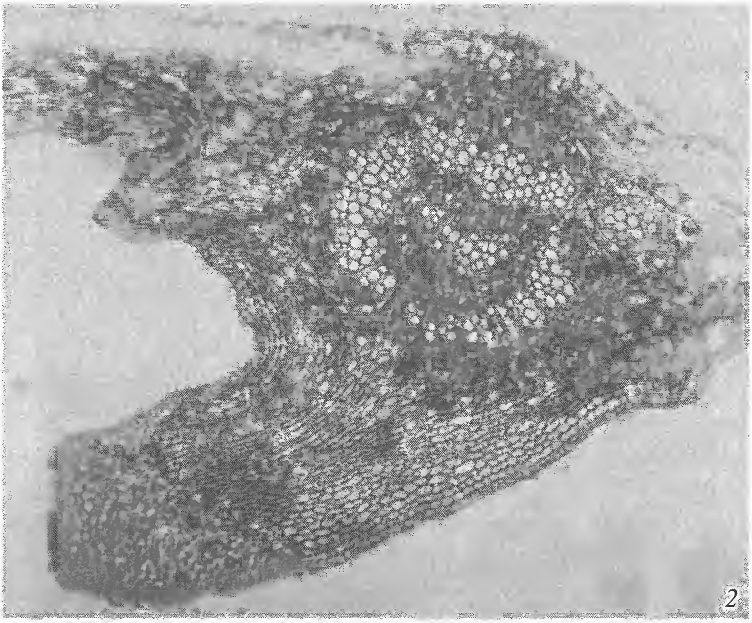
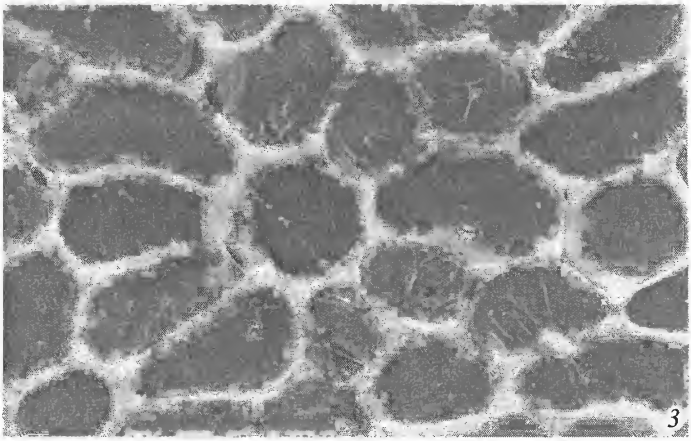


Fig. 17. Structure in transverse section — leaf midrib: *Macarisieae*: *1* — *Cassipourea guianensis* Aubl., ×160. *Gynotrocheae*: *2* — *Carallia eugenioides* King, ×160.

Fig. 18. Structure in transverse section — leaf midrib: *Macarisieae*: *1* — *Cassipourea afzelii* (Oliv.) Alston, ×60. *Rhizophoreae*: *2* — *Kandelia candel* (L.) Druce, ×60; *3* — Internal cuticular sculpturing — empty cell: *Macarisieae*: *Cassipourea ceylanica* (Gardn.) Alston, ×720.


1


2


3

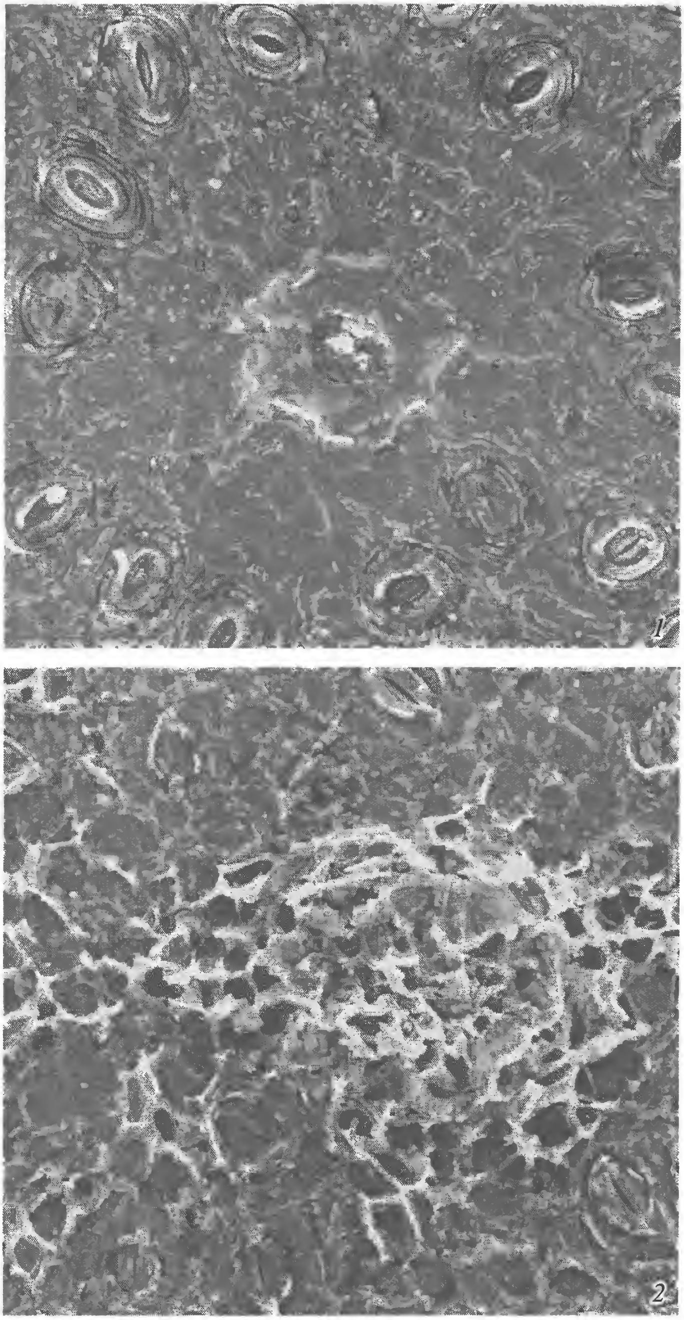


Fig. 19. *Anisophylleeae*: gland of *Poga oleosa* Pierre: *1* — surface morphology and *2* — internal cuticular sculpturing, both ×300.

loped or absent in *Comiphyton*, *Macarisia* and *Rhizophoreae* (fig. 18, *2*); collenchyma or collenchymatous parenchyma (fig. 17, *1*; 18, *1*) present in most genera, weakly developed in *Anisophylleeae* (except *Poga*) and *Rhizophoreae* (except *Kandelia*), absent from *Gynotrocheae* (except *Carallia*) and *Comiphyton*.

Margin: mostly more or less recurved, sometimes flat (*Rhizophoreae*), rounded.

Secretory cells: cells with dark-coloured contents variously present in epidermis, hypodermis, mesophyll and other tissues in all genera; the enlarged, apparently empty epidermal or subepidermal cells (fig. 4, *4*; 6, *3*; 18, *3*) present in most genera may also have a secretory function; dark-staining, possibly mucilaginous cells occur in the hypodermis of *Cassipourea barteri.*

Idioblasts: branched sclerids present in mesophyll of *Rhizophora.*

Crystals: calcium oxalate crystals in the form of clusters occur in the mesophyll and also in the hypodermis or epidermis (fig. 11, *1*) in some genera of *Rhizophoreae*, *Anisophylleeae* and *Gynotrocheae* and in *Comiphyton*, and in the midrib of *Blepharistemma*; and in the form of solitary, prismatic crystals (fig. 5, *4*) likewise occur in *Macarisieae* (except *Sterigmapetalum*) and in the midrib of some species of *Anisophyllea.*

KEY TO THE TRIBES OF *RHIZOPHORACEAE* S. L.

The following key to tribes is based on leaf anatomical characters.

1. Crystals solitary, rarely also in clusters (*Comiphyton* and in midrib of *Blepharistemma*) or absent (*Sterigmapetalum*); abaxial hypodermis absent . . . . *Macarisieae*

+ Crystals in clusters only, solitary crystals absent or rarely (*Anisophyllea*) present only in midrib; abaxial hypodermis present or absent 2

2. Stomata subrhomboidal in outline (fig. 16, *2*); leaf homostomatous; sclerenchymatous sheath of midrib bundle weakly developed or represented only by isolated fibres; abaxial hypodermis present . . . *Rhizophoreae*

+ Stomata not subrhomboidal in outline; leaf homostomatous or heterostomatous; sclerenchymatous sheath of midrib bundle strongly developed; abaxial hypodermis absent or if present (*Poga*) then midrib bundle sheath strongly developed 3

3. Leaf homostomatous or if heterostomatous then stomata of only two dominant types; stomata broadly elliptical to circular in outline, with prominent peristomatal striae; cuticle striate . . . . *Anisophylleeae*

+ Leaf strongly heterostomatous, without a dominant type of stoma; stomata elliptical to broadly elliptical in outline, without peristomatal striae; cuticle not striate . . . . *Gynotrocheae*

Systematic considerations

In the *Rhizophoraceae* sensu lato taxonomic problems are encountered at various levels of the taxonomic hierarchy. They include:

1) position and relationships of the family in the system of angiosperms;

2) status of the *Anisophylleaceae*, as a distinct distantly related family, as a distinct but closely related family, or as a subfamily or tribe of the *Rhizophoraceae*;

3) tribal divisions within the family and the relationships of the tribes and genera;

4) subgeneric division of *Cassipourea* and the relationships of the subgenera;

5) infrageneric taxonomy in *Crossostylis.*

How leaf anatomical data relate to these problems is discussed below.

Position and relationships of the Rhizophoraceae

According to the leaf architectural data of Keating and Randrianasolo (1988) and the embryological and carpological data of Tobe and Raven (1988a) the *Rhizophoraceae* resemble most closely the *Celastraceae* and *Elaeocarpaceae.* The leaf anatomical data reinforce especially the resemblance to the *Celastraceae.* The range and pattern of variation in stomatal type suggest that *Rhizophoraceae* and *Celastraceae* may be closely related. Dahlgren (1988) notes that in *Celastraceae* the stomata are «anisocytic or anomocytic, only rarely paracytic and thus mostly different from those in *Rhizophoraceae*» (the main stomatal type in *Rhizophoraceae* according to Dahlgren is brachyparacytic). In fact, according to Den Hartog and Baas (1978) the stomata in *Celastraceae* may be anisocytic, complex anisocytic, anomocytic, cyclocytic, bi- and/or tricyclic, complex cyclocytic, laterocytic, complex laterocytic, paracytic, parallelocytic, helicocytic or of an intermediate type; laterocytic stomata are the most common. In an earlier paper, Jansen and Baas (1973) note that the complex anisocytic and cyclocytic (and laterocytic — M. B.) types are presumably elaborations arising through subdivision of the subsidiary cells. Subdivision of subsidiary cells has also been recorded for the genera of *Celastraceae* by Rehfous (1914). Likewise, Stace (1966) notes that extra cell walls are usually developed in the genera of *Rhizophoraceae.* The stomata in *Rhizophoraceae* may be encyclocytic, dicyclic, anisocytic, paracytic, stephanocytic, laterocytic, helicocytic or of an intermediate type; occasional stomatal types are staurocytic, tetracytic and anomocytic. In many genera (for example, *Carallia*, *Cassipourea*, *Pellacalyx*) paracytic stomata embedded in a tetra-encyclocytic (fig. 7, *3*; 13, *1*) or anisocytic pattern and laterocytic stomata embedded in an anisocytic or encyclocytic (fig. 1, *2*; 5, *3*) pattern are observed. The drawings and photographs of some genera of *Celastraceae*, for example of *Lophopetalum javanicum* (Zoll.) Turcz. (Jansen, Baas, 1973, pl. I, fig. 5, pl. III, fig. 3) and *Sarawakodendron filamentosum* Ding Hou (Den Hartog, Baas, 1978, fig. 37) show they resemble closely some genera of *Rhizophoraceae* — *Carallia, Cassipourea.* Thus the stomatographic characteristics of *Rhizophoraceae* and *Celastraceae* are similar.

Hairs in *Rhizophoraceae* are mostly scarce and unicellular as in *Celastraceae.* The cuticular surface in *Rhizophoraceae* is granular. In some genera the granules are arranged in rows, giving the appearance of striae (*Anisophyllea*, *Poga*, some species of *Cassipourea*). The cuticle in *Celastraceae* is smooth or granular and/or slightly striate. Calcium oxalate crystals in the form of clusters and of a simple, prismatic type occur in *Rhizophoraceae* as well as in *Celastraceae.*

A molecular systematic study (Setoguchi et al., 1999) based on *rbcL* gene sequences and a molecular/morphological analysis (Schwarzbach, Ricklefs, 2000) both place *Rhizophoraceae* sensu stricto far from *Celastraceae* and even further from *Elaeocarpaceae* and these results suggest that the leaf anatomical features shared especially with the former may be homoplasies or symplesiomorphies. Their data place *Rhizophoraceae* sens. str. outside the *Myrtales* in a clade containing representatives of the families *Humiriaceae*, *Euphorbiaceae* pro parte (*Drypetes* Vahl), *Ochnaceae*, *Turneraceae*, *Passifloraceae*, *Malpighiaceae* and *Erythroxylaceae*, with the last possibly sister to the *Rhizophoraceae* sens. str.

Status of the Anisophylleaceae

The genera *Anisophyllea*, *Poga*, *Combretocarpus* and *Polygonanthus* are variously treated as forming a tribe (e. g., Melchior, 1964) or subfamily (e. g., Thorne, 1983) of the *Rhizophoraceae*, or as a distinct family, the *Anisophylleaceae*, either closely related to the *Rhizophoraceae* (e. g., Takhtajan, 1987, in Russian) or only distantly related to it (e. g., Cronquist, 1983; Dahlgren, 1983). The status of this taxon has also been discussed by Tobe and Raven (1987a, 1987b) and especially in the papers resulting from a symposium held in Amherst, Mass. in 1986: Raven, Tomlinson (1988) introduction; Juncosa, Tomlinson (1988a) historical synopsis, (1988b) general systematic comparison; Tobe, Raven (1988a) seed morphology and anatomy, (1988b) embryology of *Polygonanthus*; Vezey et al. (1988) pollen; Behnke (1988) sieve-element plastids; Juncosa, Tobe (1988) embryology of *Gynotroches*; and Dahlgren (1988) summary. However, no consensus emerged. The leaf anatomical data of the present study concur with the leaf architectural data of Keating and Randrianasolo (1988) in that all recorded features (including range of stomatal variation) of the taxon fall within the range of variation of the other tribes of the *Rhi-*

zophoraceae. Concerning stomatal types, both groups show similar stomatal patterns: the main stomatal types are encyclocytic, stephanocytic and paracytic. The *Rhizophoraceae* sens. str. are more diverse and also have representatives with mostly the anisocytic type, which is absent from the *Anisophylleaceae*, or with laterocytic stomata which occur only as occasional in *Anisophylleaceae*. The basic hair type (simple unicellular) is common to both groups, as is the granular cuticular surface. In the majority of *Anisophylleaceae*, the cuticle appears striate as a result of the linear arrangement of the granules; this feature is also found in some genera of the *Rhizophoraceae* sens. str. Both groups have similar idioblasts, for example, enlarged apparently empty epidermal or subepidermal cells and crystalliferous cells. The *Anisophylleaceae* have representatives with only cluster crystals (solitary crystals present only in midrib of some species of *Anisophyllea*). The *Rhizophoraceae* sens. str. are more diverse and have representatives with either cluster crystals (*Gynotrocheae*, *Rhizophoreae*) or solitary prismatic crystals (*Macarisieae*); *Comiphyton* and *Blepharistemma* have both solitary prismatics and cluster crystals (in *Blepharistemma* only in midrib). The leaf anatomical data thus provide no basis for separating the *Anisophylleeae* at the family level. Accordingly, the taxon is here retained at tribal rank (see key), although in a number of other characters, the anisophylleoid genera show distinct differences from the other genera of the family. For example, in their aluminium accumulation, the presence of S-type sieve-element plastids and unilacunar nodes and in certain embryological features (Tobe, Raven, 1987b), the *Anisophylleeae* differ from the rest of the *Rhizophoraceae*. These differences are reinforced by the molecular studies (Setoguchi et al., 1999; Schwarzbach, Ricklefs, 2000) mentioned above, which place the *Anisophylleaceae* remote from the rest of the *Rhizophoraceae* as a member of the *Cucurbitales* sens. lat., along with the *Datiscaceae*, *Begoniaceae*, *Cucurbitaceae*, *Corynocarpaceae* and *Coriariaceae*.

Tribal divisions and relationships of tribes and genera

On the basis of leaf anatomical data, the tribes as recognized by Melchior (1964) and Van Vliet (1976) can be clearly distinguished (see key) and to this extent the maintenance of these four tribes is supported. Steyermark and Leisner (1983) separated the genera *Cassipourea* and *Sterigmapetalum* from the rest of the *Macarisieae* as a distinct tribe, the *Hypogyneae*. Tobe and Raven (1988a) divided the *Macarisieae* into 2 subtribes, the *Cassipoureinae* (*Blepharistemma*, *Cassipourea*, *Comiphyton*) and the *Macarisiinae* (*Anopyxis*, *Macarisia*, *Sterigmapetalum*), segregated *Crossostylis* from the *Gynotrocheae* into a distinct tribe, the *Crossostylideae* and divided the rest of the *Gynotrocheae* into two subtribes, the *Caralliinae* (*Carallia*) and the *Gynotrocheinae* (*Gynotroches*, *Pellacalyx*).

If one takes the cladogram from which these latter authors' classification is derived as a working hypothesis, the following leaf anatomical character-states are likely to be basic or general in the family (Baranova, Dickie, 1997), though in the absence of strict outgroup comparison, there is of course uncertainty:

1) presence of simple prismatic crystals;
2) absence of hydathodes and their homologues;
3) absence of hypodermis;
4) presence of enlarged, apparently empty epidermal or subepidermal cells;
5) presence of a strongly-developed, sclerenchymatous sheath in the midrib;
6) presence of collenchyma in the midrib;
7) absence of T-shaped cuticular thickenings at the stomatal poles;
8) presence of heterostomaty with paracytic, anisocytic and laterocytic stomatal types predominating; and
9) absence of cuticular striations.

The *Rhizophoreae* are then well characterized by the poor development of the midrib bundle sclerenchymatous sheath, the presence of an abaxial hypodermis and the presence of subrhomboidal encyclocytic stomata as the predominant stomatal type. The *Anisophylleeae* are defined by the strong development of T-shaped cuticular thickenings at the stomatal poles, the presence of stephanocytic stomata as a co-dominant stomatal type and the strong development of cuticular striations. These two tribes link with each other, and with *Carallia*, by the presence of hydathodes and their homologues; the lack of a hypodermis in *Carallia* may represent a secondary loss. All the foregoing taxa and the rest of the *Gynotrocheae* are united by the presence of T-shaped thickenings at the stomatal poles (although sometimes weakly developed) and the presence of cluster crystals alone. The other three genera of the *Gynotrocheae* are linked by the absence of midrib collenchyma and the presence of stephanocytic stomata as a co-dominant stomatal type. This whole group (except *Carallia*) is in turn united with the *Macarisiinae* by the presence of an adaxial hypodermis. The *Gynotrocheae* and the *Macarisieae* (and both the *Macarisiinae* and the *Cassipoureinae*) appear to lack unique leaf anatomical defining features. *Cassipourea* and *Sterigmapetalum* show no uniting character-states and the maintenance of the *Hypogyneae* as a distinct taxon is not supported by the data from this study. The conclusions arrived at from the leaf anatomical data are largely congruent with those based on the molecular analyses (Setoguchi et al., 1999; Schwarzbach, Ricklefs, 2000) of 12 genera of the *Rhizophoraceae* sens. str., i. e., that the tribes *Rhizophoreae*, *Gynotrocheae* and the *Macarisieae* are monophyletic groups, the two former are sister-groups and the last sister to the former two, occupying a basal position within the family. The isolated position of *Carallia* in the *Gynotrocheae* is also supported.

The presence of hydathodes and their homologues in some species of *Cassipourea* presumably represents a parallel development. In the presence of enlarged, apparently empty subepidermal cells and of a 2-layered adaxial hypodermis, *Cassipourea barteri* differs from the other *Cassipourea* species studied and resembles *Macarisia*; in the study by Schwarzbach and Ricklefs (2000) it groups (as *Dactylopetalum barteri* Hook. f. ex Oliv.) with *Macarisia* and *Anopyxis*, not with the species of the subgenera *Weihea* and *Cassipourea* that they studied; the taxonomic position of this species seems to require re-investigation. *Blepharistemma* and *Comiphyton* are linked by the presence of both prismatic and cluster crystals, *Poga* and *Combretocarpus* by the presence of a 2-layered adaxial hypodermis.

Subgeneric division of Cassipourea

The distribution of character-states in the species of *Cassipourea* studied is in accordance with the subgeneric divisions of Alston (1925); between subgenera *Cassipourea*, *Dactylopetalum* (Benth.) Alston and *Lasiosepalum* Alston there is a strong similarity in all characters studied, with the exception of *C. barteri* (at present included in subgen. *Dactylopetalum*) which is anomalous in the genus in several characters — the presence of an adaxial hypodermis, stomatal pattern (anomocytic and laterocytic types co-dominant) and presence of crystals in only the abaxial epidermis. Floret (1988) suggests that subgen. *Dactylopetalum* is more closely related to *Comiphyton* and *Blepharistemma* than to the other subgenera of *Cassipourea*, but this is not supported by the *rbcL* study (Setoguchi et al., 1999) and the present leaf anatomical data show that there is a strong similarity between *Blepharistemma* (and to a lesser extent *Comiphyton*) and not only *Cassipourea* subgen. *Dactylopetalum* (including *C. zenkeri* (Engl.) Alston but excluding *C. barteri*) but also *Cassipourea* subgenera *Cassipourea* and *Lasiosepalum*. *Cassipourea* subgen. *Weihea* is however markedly distinct from the other subgenera in its dominant stomatal types.

With respect to Floret's adoption of 3 additional subgenera, species of his subgenera *Pumiloweihea* Floret and *Dinklageoweihea* (Engl.) Floret were unrepresented in the present study. *C. zenkeri* of Alston's subgen. *Dactylopetalum*, removed by Floret to a distinct subgenus, *Zenkeroweihea* (Engl.) Floret, is stomatographically typical of the *Cassipourea-Dactylopetalum-Lasiosepalum* group of subgenera and is distinct in subgen. *Dactylopetalum* only by the sometimes irregular outline of the abaxial epidermal cells.

Infrageneric taxonomy in Crossostylis

Setoguchi et al. (1992), on the basis of seed-coat structure, divided the species of *Crossostylis* into four groups, namely: 1) *C. banksiana* Guillaumin and *C. cominsii* Hemsl.: 2) *C. biflora* J. R. et G. Forst., *C. raiateensis* Moore and *C. multiflora* Brogn. et Gris; 3) *C. grandiflora* Brogn. et Gris, *C. sebertii* Pancher ex Brogn. et Gris and *C. dimera* Ding Hou and 4) the five species in the Fiji Islands. The present study included one species from each of these groups — *C. cominsii*, *C. biflora*, *C. grandiflora* and *C. seemannii* (A. Gray) A. Schimp. respectively. Stomatographically, the first and last are very close, with anomocytic, stephanocytic and paracytic as the co-dominant types. *C. biflora* and *C. grandiflora* differ from these and from each other; in *C. biflora* anisocytic stomata are the strongly predominant type, in *C. grandiflora* polycytic (Dilcher, 1974), encyclocytic, paracytic and anisocytic types occur in decreasing order of frequency. These results thus give some support to the groups recognized by these authors and suggest that the Fijian species may be most closely related to the *banksiana* — *cominsii* group. This suggestion is supported by later floral morphological (Setoguchi et al., 1996) and molecular studies (Setoguchi et al., 1998). These studies also place *C. biflora* and *C. grandiflora* together in the same clade, but the strong stomatographical differences reflect their wide geographical separation (Polynesia and New Caledonia respectively).

Acknowledgements

The senior author is grateful to Prof. G. T. Prance, Prof. M. D. Bennett and Prof. D. F. Cutler for permission to work at Kew and for the provision of working facilities, to Prof. Cutler also for the invitation to work at Kew and for direction of her studies. To the late Mr Tim Lawrence, to Dr Paula Rudall, Dr Hazel Wilkinson, Miss Mary Gregory and other colleagues at Kew she is most grateful for helpful discussion and advice. She is especially grateful to her co-author Charles Jeffrey for constant help and support and for assistance in the preparation of the English text. To Dr John Dickie she is deeply indebted for permission to make use of his unpublished observations on some of the genera studied. To Academician A. L. Takhtajan, Dr L. Yu. Budantsev and Dr R. V. Kamelin she is greatly indebted for permission to cooperate in the «Anatomy of the Dicotyledons» project. She is grateful to Tanya Abramova, Mila Kartseva and Galia Petrova for technical assistance.

A grant in support from The Royal Society is gratefully acknowledged by the senior authors.

REFERENCES

Alston A. H. G. Revision of the genus *Cassipourea* // Bull. Misc. Inf., Kew. 1925. P. 241—276.

Baijnath H., Charles L. M. Leaf surface structures in mangroves 1. The genus *Rhizophora* L. // Electron Microscopy Soc. S. Afr. Proc. 1980. Vol. 10. P. 37—38.

Baijnath H., Charles L. M. Leaf surface structures in mangroves 2. The genus *Bruguiera* Lam. (*Rhizophoraceae*) // Electron Microscopy Soc. S. Afr. Proc. 1981. Vol. 11. P. 129—130.

Baranova M. A., Dickie J. Systematic leaf anatomy of the *Rhizophoraceae* sensu lato // Scripta Bot. Belg. 1997. Vol. 15. P. 20.

Baranova M. A., Dickie J., Sheahan M. C. Rhizophoraceae sens. lat. // Anatomy of the Dicotyledons, ed. 2. *Myrtales* / Ed. C. R. Metcalfe, L. Chalk. Oxford, in press.

Behnke H. D. Sieve element plastids and systematic relationships of the *Rhizophoraceae*, *Anisophylleaceae* and allied groups // Ann. Missouri Bot. Gard. 1988. Vol. 75. P. 1387—1409.

Cronquist A. Some realignments in the dicotyledons // Nordic J. Bot. 1983. Vol. 3. P. 75—83.

Dahlgren R. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics // Nordic J. Bot. 1983. Vol. 3. P. 119—149.

Dahlgren R. Rhizophoraceae and *Anisophylleaceae*: summary statement, relationships // Ann. Missouri Bot. Gard. 1988. Vol. 75. P. 1259—1277.

Das S., Ghose M. Development of stomata and leaf hairs in some mangroves // Phytomorphology, 1998. Vol. 47. N 4. P. 389—394.

Dengler N. G., Ritland C. E., Donelly P. M. Leaf development and primary vascular organization in shoots of *Anisophyllea disticha* // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76. P. 1326—1343.

Den Hartog R. M., Baas P. Epidermal characters of the *Celastraceae* sensu lato // Acta Bot. Neerland. 1978. Vol. 27. P. 355—388.

Dilcher D. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains // Bot. Rev. 1974. Vol. 40. P. 1—157.

Duvigneaud P., Smet S. De, Kiwak A., Mesotten C. Exomorphologie de la feuille chez quelques especes de la «laurisilva» du Congo meridional // Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 1951. Vol. 84. P. 91—95.

Fehrenbach S., Barthlott W. Mikromorphologie der Epicuticular-Wachse der *Rosales* s. l. und deren systematische Gliederung // Bot. Jahrb. 1988. Vol. 109. P. 407—428.

Floret J.-J. Deux especes nouvelles d'*Anisophyllea* P. Br. ex Sabine (*Anisophylleaceae*) d'Afrique Equatoriale // Bull. Mus. Natl Hist. Nat. Paris, 4e ser., 8 section B, Adansonia, 1987. P. 373—382.

Floret J.-J. Cassipourea Aubl. (*Rhizophoraceae — Macarisieae*): organisation florale et divisions subgeneriques // Bull. Mus. Natl Hist. Nat. Paris, 4e ser., 10 section B, Adansonia, 1988. Vol. 1. P. 25— 45.

Geh Siew Yin, Keng H. Morphological studies on some inland *Rhizophoraceae* // Garden's Bull. Singapore, 1974. Vol. 27. P. 183—220.

Hou D. Rhizophoraceae // Flora Malesiana / Ed. C. G. G. J. van Steenis. 1958. Vol. 5. P. 429—493.

Jansen W. T., Baas P. Comparative leaf anatomy of *Kokoona* and *Lophopetalum* (*Celastraceae*) Blumea, 1973. Vol. 21. P. 153—178.

Juncosa A. M., Tobe H. Embryology of the tribe *Gynotrocheae* (*Rhizophoraceae*) and its developmental and systematic implications // Ann. Missouri Bot. Gard. 1988. Vol. 75. P. 1410—1424.

Juncosa A. M., Tomlinson P. B. A historical and taxonomic synopsis of *Rhizophoraceae* and *Anisophylleaceae* // Ann. Missouri Bot. Gard. 1988a. Vol. 75. P. 1278—1295.

Juncosa A. M., Tomlinson P. B. Systematic comparison and some biological characteristics of *Rhizophoraceae* and *Anisophylleaceae* // Ann. Missouri Bot. Gard. 1988b. Vol. 75. P. 1296—1318.

Keating R. C. The biology and relationships of the *Rhizophoraceae* and *Anisophylleaceae*: leaf architecture and wood anatomy // Amer. J. Bot. 1986. Vol. 73. P. 747.

Keating R. C., Randrianasolo V. The contribution of leaf architecture and wood anatomy to classification of the *Rhizophoraceae* and *Anisophylleaceae* // Ann. Missouri Bot. Gard. 1988. Vol. 75. P. 1343—1368.

Klucking E. P. Leaf venation patterns. Vol. 5. *Combretaceae*. Berlin & Stuttgart, 1991. 220 p.

Melchior H. Rhizophoraceae // In H. Melchior (ed.), A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien, II, 1964. Vol. 2. P. 357—359.

Metcalfe C. R. Notes on the anatomy of the leaf and stem of *Anisophyllea guianensis* Sandw. // Kew Bull. 1952. P. 291—293.

Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons. Oxford, 1950. Vol. 1.

Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons, ed. 2. Oxford, 1979. Vol. 1.

Olowokudejo J. D., Obi-Osang T. E. Taxonomic significance of epidermal morphology in Nigerian *Rhizophoraceae* // Acta Botanica Neerlandica, 1993. Vol. 42. P. 51—61.

Ramassamy V., Kannabiran B. Leaf epidermis and taxonomy in *Rhizophoraceae* // Indian Forester, 1996. Vol. 122. N 11. P. 1049—1061.

Rao T. A. The veinlet syndrome of certain mangroves // Proceedings of the national symposium on the biology utilization and conservation of mangroves. 1985. P. 49—59.

Rao T. A., Bhattacharya J., Das J. C. Foliar sclerids in *Rhizophora* L. and their taxonomic implications // Proc. Indian Acad. Sc. B. 1978. Vol. 87. P. 191—195.

Raven P. H., Tomlinson P. B. Rhizophoraceae and *Anisophylleaceae*: a symposium // Ann. Missouri Bot. Gard. 1988. Vol. 75. P. 1258.

Rehfous Z. Les stomates des Celastracees // Bull. Soc. Bot. Geneve II, 1914. Vol. 6. P. 13—18.

Schimper A. F. W. Rhizophoraceae // In A. Engler, K. Prantl (eds). Die Naturlichen Pflanzenfamilien, 1893. Vol. 3. P. 42—56.

Schwarzbach A. E., Ricklefs R. E. Systematic affinities of *Rhizophoraceae* and *Anisophylleaceae* and intergeneric relationships within the *Rhizophoraceae*, based on chloroplast DNA, nuclear ribosomal DNA and morphology // Amer. J. Bot. 2000. Vol. 87. N 4. P. 547—564.

Seshavatharam V., Srivalli M. Systematic leaf anatomy of some Indian mangroves // Proc. Indian Acad. Sc., Plant Sciences. 1989. Vol. 99. P. 557—563.

Setoguchi H., Kosuge K., Tobe H. Molecular phylogeny of the *Rhizophoraceae* based on rbcL gene sequences // J. Pl. Res. 1999. Vol. 112. N 1108. P. 443—455.

Setoguchi H., Ohba H., Tobe H. Floral morphology and phylogenetic analysis in *Crossostylis* (*Rhizophoraceae*) // J. Pl. Res. 1996. Vol. 109. N 1093. P. 1—19.

Setoguchi H., Ohba H., Tobe H. Evolution in *Crossostylis* (*Rhizophoraceae*) on the South Pacific Islands // Evolution and speciation of island plants / Ed. by T. F. Stuessy, M. Ono, Cambridge, 1998. P. 203—229.

Setoguchi H., Tobe H., Ohba H. Seed coat anatomy of *Crossostylis* (*Rhizophoraceae*) and systematic implications // Bot. Mag. Tokyo, 1992. Vol. 105. P. 625—638.

Solereder H. Systematic anatomy of the dicotyledons (translated by L. A. Boodle, F. E. Fritsch, revised by D. H. Scott), Oxford, 1908. Vol. 1, 2.

Sprague T. A., Boodle L. A. Kokoti (*Anopyxis ealaensis* Sprague) // Bull. Misc. Inf. Kew, 1909. P. 309—312.

Stace C. A. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot. 1965. Vol. 4. N 1. P. 1—78.

Stace C. A. The use of epidermal characters in phylogenetic considerations // New Phytologist. 1966. Vol. 65. P. 304—318.

Steyermark J. A., Liesner R. Revision of the genus *Sterigmapetalum* (*Rhizophoraceae*) // Ann. Missouri Bot. Gard. 1983. Vol. 70. P. 179—193.

Takhtajan A. L. Sistema magnoliofitov. L., 1987. 439 p. (*Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.).

Thorne R. F. Proposed new alignments in angiosperms // Nordic J. Bot. 1983. Vol. 3. P. 85—117.

Tobe H., Raven P. H. The embryology and relationships of *Cassipourea* and *Sterigmapetalum* (*Rhizophoraceae — Macarisieae*) // Op. Bot. 1987a. Vol. 92. P. 253—264.

Tobe H., Raven P. H. Systematic embryology of the *Anisophylleaceae* // Ann. Missouri Bot. Gard. 1987b. Vol. 74. P. 1—26.

Tobe H., Raven P. H. Seed morphology and anatomy of *Rhizophoraceae*, inter- and infrafamilial relationships // Ann. Missouri Bot. Gard. 1988a. Vol. 75. P. 1319—1342.

Tobe H., Raven P. H. Additional notes on the embryology of *Polygonanthus* (*Anisophylleaceae*) and relationships of the family // Ann. Missouri Bot. Gard. 1988b. Vol. 75. P. 1425—1428.

Tomlinson P. B. The botany of mangroves. Cambridge, 1986.

Van Vliet G. J. C. M. Wood anatomy of the *Rhizophoraceae* // Wood structure in biological and technological research / Ed. by P. Baas, A. J. Bolten, D. M. Catling. Leiden Botanical Series, 1976. N 3. P. 20—75.

Vasilyeva V. A., Vasilyev B. R. Morphologicheskoe i anatomicheskoe stroenie lista nekotorych predstaviteley mangrov // Vestnik Leningradskogo universiteta. Ser. Biol. Vol. 1. 1988. P. 24—32. (*Васильева В. А., Васильев Б. Р.* Морфологическое и анатомическое строение листа некоторых представителей мангров // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. Биол. 1988. Вып. 1. С. 24—32).

Vezey E. L., Shah V. P., Skvarla J. J., Raven P. H. Morphology and phenetics of *Rhizophoraceae* pollen // Ann. Missouri Bot. Gard. 1988. Vol. 75. P. 1369—1386.

Vincent J. R., Tomlinson P. B. Architecture and phyllotaxis of *Anisophyllea disticha* (*Rhizophoraceae*) // Gardens' Bulletin Singapore, 1983. Vol. 36. P. 3—18.

Wanderley M., Das G. L. Anatomia das folhas apicais de *Rhizophora mangle* L. var. *racemosa* Meyen // An. Soc. Bot. Brasil, XXIII Congr. Nac. Bot., Garanhuns, Jan. 1972. 1973. P. 29—34.

РЕЗЮМЕ

Представлены исследование по анатомии листа сем. *Rhizophoraceae* sensu lato (включая *Anisophylleaceae*) и критический обзор литературы. Приводятся описание семейства и ключ для определения триб, составленный на основании анатомических признаков листа. Обсуждается таксономическое значение признаков анатомии листа на уровне семейства, трибы и рода. Анатомические данные подтверждают объем семейства *Rhizophoraceae* sensu lato и его разделение на 4 трибы — *Macarisieae*, *Gynotrocheae*, *Rhizophoreae* и *Anisophylleeae*. Подрод *Weihea* больше отличается от других подродов рода *Cassipourea*, чем эти последние отличаются друг от друга. Вид *Cassipourea barteri* является аномальным. Виды *Crossostylis*, распространенные на островах Фиджи, наиболее близко родственны к видам *Crossostylis*, распространенным на Соломоновых островах и Вануату.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.256.462 (268.46) : (581.524.34 + 574.62)

© Т. А. Михайлова

СТАДИИ ФОРМИРОВАНИЯ СООБЩЕСТВ ЛАМИНАРИЕВЫХ НА ВНЕСЕННОМ СУБСТРАТЕ (БЕЛОЕ МОРЕ)

T. A. MIKHAYLOVA. STAGES OF FORMATION OF LAMINARIAN COMMUNITIES ON INTRODUCED SUBSTRATA (WHITE SEA)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: mikhaylovat@mail.ru
Поступила 19.05.2006

Сукцессия ламинариевых сообществ изучалась в ассоциации Laminaria saccharina + L. digitata на внесенном каменистом субстрате и на пластинах обрастания в прибрежной части островов бассейна и Онежского залива Белого моря в период 1996—2004 гг. Установлено, что микростадия сукцессии длится не более 1 мес, спорофиты *Laminaria saccharina* появляются на внесенном субстрате с июня по сентябрь. Формирование сообществ длится не менее 10—15 лет и является 2—4-фазным процессом. На глубинах 2—5 м при более раннем внесении субстрата наблюдается присутствие начальных фаз с доминированием *Alaria esculenta*, что сопряжено с низкой биомассой формирующихся сообществ. На глубинах 5—8 м сукцессия начинается с фазы *Laminaria saccharina*. Состав сопутствующих видов сообществ на начальном этапе быстрее формируется при более раннем внесении субстрата, но различия исчезают уже в 2—3-летних фитоценозах независимо от фазы сукцессии. Рекомендуется вносить субстрат на глубину 2—3 м в конце августа—сентябре.

Ключевые слова: ламинариевые сообщества, сукцессия, рекультивация, сроки внесения субстратов, биомасса, видовой состав, Белое море.

Добыча ламинариевых с судов, оснащенных драгами, эффективна на скалистых грунтах. Однако в Белом море, где основные запасы ламинариевых сосредоточены на каменисто-песчаных грунтах, многолетнее применение драг привело к негативным изменениям подводной растительности. В местах такого промысла сократилось количество твердого субстрата и произошли значительные нарушения в его распределении по дну.

Ускорить восстановление зарослей может дополнительное внесение субстрата. За этим методом в прикладной альгологии закрепился термин «рекультивация». Помимо восстановительной функции рекультивация может нести функцию пополнения существующих запасов водорослей. В этом смысле она выступает в качестве альтернативы методам традиционной экстенсивной марикультуры. Принципиальные отличия от последней заключаются в том, что при рекультивации затраты касаются только внесения в море субстрата, необходимость ежегодного профилактического обслуживания гидротехнических установок отпадает, а формирующаяся биомасса водорослей может использоваться промышленностью неограниченно длительное время. Кроме того, в отличие от моно- (или олиго-) культуры рекультивация обеспечивает формирование полноценных естественных биоценозов, которые по истечении времени, необходимого для сукцессии, сливаются с окружающей экосистемой. Последующая эксплуатация новообразованных сообществ может осуществляться наименее вредоносными орудиями промысла, например ручной косой, работающей в диапазоне глубин до 4 м, преимущественно на глубинах 2—3 м.

В большинстве случаев восстановительная сукцессия в сообществах ламинариевых представляет собой сложный полифазный процесс (Paine, Vadas, 1969; Svendsen, 1972; Kain, 1975; Pace, 1981; Oshurkov, Ivanjushina, 1993). Рядом автором установлено, что колонизация субстрата, расчищенного в разные сезоны, происходит по-разному: в различные периоды на субстрате появляются разные виды, которые складывают разные сообщества (Varma, 1959; Kain, 1975; Neushul et al., 1976). Часто после удаления ламинариевой растительности сукцессия начинается с разрастания сопутствующих водорослей, которые в дальнейшем сдерживают восстановление климаксовых видов (Chapman, 1984; Ojeda, Santelices, 1984; Kennelly, 1987а—с).

В Белом море основные вопросы формирования ламинариевых фитоценозов на внесенном субстрате проработаны достаточно подробно (Михайлова, 2000б, 2001; Кириллов, Михайлова, 2002; Михайлова, 2002а, в, 2003), однако особенностям протекания сукцессии в зависимости от сроков и глубины погружения субстрата уделено недостаточно внимания.

Материал и методика

Работа проводилась в прибрежной части островов бассейна и Онежского залива Белого моря в период 1996—2004 гг. Материалом для исследования послужили эксперименты, проведенные на внесенном каменистом субстрате, и эксперимент, выполненный на пластинах обрастания. Экспериментальные работы выполнялись в типичной для Белого моря асс. Laminaria saccharina (L.) Lamour. + L. digitata (Huds.) Lamour., в которой сосредоточен современный промысел ламинариевых.

На заготовительном участке Архангельского опытного водорослевого комбината (АОВК), расположенном на о-ве Жижгинский, каменистый субстрат (камни диаметром 15—30 см) вносился на глубину 3 м на 4 экспериментальных полигона: в сентябре 1997 г., в конце июня и в конце августа 2001 г. и в начале августа 2002 г. (рис. 1). Площадь первого полигона составляет 6000 м^2, а трех других — по 1500 м^2. Камни равномерно распределялись по донной поверхности с плотностью 1 шт./м^2. Отбор проб производился в летний период 1998—2004 гг. водолазным способом в 3—7-кратной повторности, с использованием мерной рамки 1 м^2. Обработка проб включала определение видового состава водорослей, сырого веса каждого вида, подсчет количества экземпляров, взвешивание и измерение длины слоевищ ламинариевых. Всего было собрано и обработано 68 количественных проб. Сравнение видового состава фитоценозов производилось попарно с использованием коэффициента Съеренсена, вычисленного по формуле

$$K_S = 2N_{A+B}/(N_A + N_B),$$

где N_{A+B} — число общих видов в описаниях А и В; N_A и N_B — числа видов соответственно в описаниях А и В (Миркин и др., 1989).

Эксперимент на пластинах обрастания проводился в летний период 1996—1997 гг. на глубине 7 м в районе о-ва Соловецкий — на научной базе Северного отделения Полярного института рыбного хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича (СевПИНРО). К деревянным стендам прикреплялись пластины из плоского шифера (11 × 6.5 см) и пластины из оргстекла (7.5 × 2.5 см). Всего было установлено 3 стенда (повторности) на расстоянии 10 м друг от друга. Постановка в море

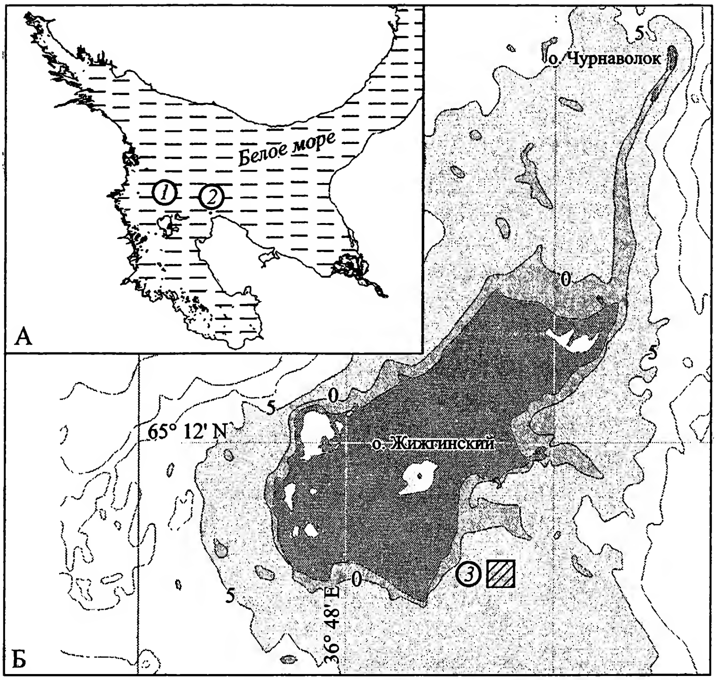


Рис. 1. Карта-схема проведения полевых исследований.

А — Белое море, Б — о-в Жижгинский, *1* — Соловецкие острова, *2* — о-в Жижгинский, *3* — район размещения экспериментальных полигонов.

экспериментальных пластин производилась через каждые 2 недели — с 15 июня по 1 сентября 1996 г., снятие пластин также производилось с периодичностью 2 недели (с 1 июля по 1 сентября) в 1996 г. и в июле и августе в 1997 г. С каждого стенда снималось по одной пластине, установленной в различные сроки. Видовой состав обрастания на стеклах определялся при помощи микроскопа МБИ-3 при увеличении 84, на шиферных пластинах — с использованием стереоскопического микроскопа МБС-10 при увеличении 16. Количество проростков подсчитывалось в 10 полях зрения на каждой пластине с обрастанием, затем числовые значения с 30 полей зрения усреднялись и пересчитывались на 1 см^2. Всего было просмотрено 510 полей зрения на стеклах и 810 на шиферных пластинах. Длина проростков *L. saccharina* определялась при помощи окулярмикрометра. Оценочные параметры, применяемые при описании и сравнении сообществ фитообрастания, включали видовой состав макрофитов, плотность поселения проростков массовых видов (экз./см^2) и индекс видового разнообразия сообщества (ИВР):

$$\text{ИВР} = -\sum_i \frac{m_i}{M} \cdot \log_2\left(\frac{m_i}{M}\right) \text{ (Shannon, Weaver, 1963; Песенко, 1982),}$$

где m_i — плотность поселения i-го вида (экз./см^2), а M — плотность поселения всех проростков макроводорослей в сообществе (экз./см^2).

Данные по температуре воды в слое 0—10 м в районе Соловецкой ГМС предоставлены гидрометеослужбой г. Архангельска. В работе использованы статистические показатели среднедекадных величин температуры воды за период 1942—2002 гг.

Результаты и их обсуждение

Эксперименты, проведенные в верхнем этаже ассоциации на глубине 3 м, показали четкую зависимость процесса заселения нового субстрата от срока его погружения в море. В более ранних исследованиях установлено, что первопоселенцами являются виды *L. saccharina*, *Alaria esculenta* (L.) Grev. и *Sacchoriza dermatodea* (De la Pyl.) J. Ag. Из них первые 2 выступают доминантами — либо вместе, либо по отдельности (Михайлова, 2000б). Оказалось, что именно сезонные сроки начала колонизации определяют доминанту формирующегося сообщества, что связано с периодом спороношения видов. Субстрат, внесенный в начале и середине лета, засевается преимущественно спорами *A. esculenta*, концентрация которых в прибрежных водах в это время остается высокой, несмотря на то что период массового спороношения вида приходится на апрель (Шошина, 2001). На субстрате, внесенном ближе к осени, доминирует вид *L. saccharina*, основной пик спороношения которого достигается в октябре (Макаров, Шошина, 1998).

Состав доминантов молодого (однолетнего) фитоценоза позволяет предвидеть этапы заселения и установить их длительность. Стадия алярии возникает в сукцессии, если субстрат погружается в море в конце весны, в начале или в середине лета. В зависимости от доли этого вида в однолетнем сообществе наблюдается 2 варианта длительности этой стадии. Если *A. esculenta* полностью господствует в молодом фитоценозе, а на долю *L. saccharina* приходится не более 1 % фитомассы, то стадия алярии длится 2 года (рис. 2, *А*). В 2-летнем фитоценозе биомасса *L. saccharina* увеличивается до 10 %, но доминантом по-прежнему остается *A. esculenta*. На 3-й год наступает стадия смешанного, бидоминантного сообщества *A. esculenta* + *L. saccharina*, длится она не более 1 года. На 4-й год в сообществе доминирует *L. saccharina*, биомасса этого вида составляет уже более 50 % от всей фитомассы. Второй вариант наблюдается, если при доминировании *A. esculenta* на долю вида *L. saccharina* приходится 10 % и более от всей биомассы водорослей однолетнего сообщества (рис. 2, *Б*). В этом случае фаза алярии длится 1 год. На 2-й год в сукцессии наступает фаза смешанного сообщества. Вытеснение алярии из доминантов происходит уже на 3-й год.

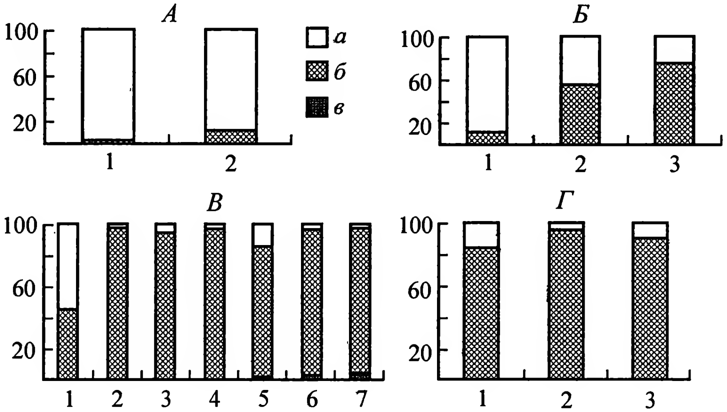


Рис. 2. Изменения соотношения биомассы доминирующих видов в разновозрастных фитоценозах, формирующихся на каменистом субстрате, внесенном в августе 2002 г. (*А*), в июне 2001 г. (*Б*), в сентябре 1997 г. (*В*), в августе 2001 г. (*Г*).

а — *Alaria esculenta*, *б* — *Laminaria saccharina*, *в* — *L. digitata*. По осям абсцисс — возраст сообществ, годы; по осям ординат — доля, %.

Если субстрат размещается в море в конце лета, то, как правило, оба вида поселяются на нем в равном соотношении (рис. 2, *В*). Длительность смешанного сообщества, как и в предыдущих случаях, не превышает 1 года. В 2-летнем фитоценозе уже господствует *L. saccharina.*

Если начало колонизации приходится на период биологической осени, *A. esculenta* вообще не проявляет себя в сукцессии в качестве доминанта (рис. 2, *Г*). Субстрат практически полностью засевается спорами *L. saccharina* и эта фаза в сукцессии длится довольно долго (рис. 2, *В*).

Через 2—3 года после начала сукцессии в сообществе появляются проростки *L. digitata*, через 5 лет можно определить биомассу вида (рис. 2, *В*), но содоминантом этот вид способен стать не ранее, чем через 10—15 лет сукцессии. Это связано с тем, что размеров, сопоставимых с размерами взрослых, 2—3-летних растений *L. saccharina*, спорофиты *L. digitata* достигают позднее, в возрасте 5—6 лет. Доминирующую позицию в сообществе вид займет, когда не единичные, а многие растения достигнут таких размеров.

Таким образом, климаксовыми видами являются *L. saccharina* и *L. digitata*. Полноценная сукцессия включает 4 фазы: (A. esculenta) → (A. esculenta + L. saccharina) → (L. saccharina) → (L. saccharina + L. digitata). Присутствие фаз, включающих *A. esculenta*, связано со сроком погружения субстрата в море.

По поводу наступления климаксовой фазы есть косвенные свидетельства мастера одного из 2 заготовительных участков, в наибольшей степени пострадавших от промысла. Последние драгировки в районе о-ва Жижгинский производились в 1989—1990 гг. После них, по данным АОВК, запасы ламинариевых сократились в несколько раз. Более того, исчез предпочитаемый заготовителями вид *L. digitata*, а в зарослях стали преобладать виды *L. saccharina* и *A. esculenta*. Особенно это относится к северной части острова, где простирается длинная отмель до маленького островка Чурнаволок, и к юго-западной отмелой части о-ва Жижгинский (рис. 1). Летом 2004 г. мастер впервые за последние годы отметил появление вида *L. digitata* на северных мелководьях. Промышленник-заготовитель отмечает наличие вида в промысловых количествах. С биологической точки зрения это означает, что вид доминирует (или является одними из доминантов) в сообществе. Это наблюдение косвенно подтверждает наши прогнозы: климаксовая фаза сукцессии наступила здесь через 15 лет.

Биомасса формирующихся сообществ в значительной степени определяется тем, с какой фазы начиналась сукцессия и в какой фазе сукцессии находится фитоценоз в момент наблюдения. Это хорошо прослеживается на примере 2-летних сообществ (рис. 3, *А*). Те из них, которые в своем развитии проходили или в момент исследования находятся в стадии *A. esculenta*, имеют низкую биомассу — не более 2—3 кг/м^2. Сообщества, в которых сразу доминировал вид *L. saccharina* (один или был содоминантом), на 2-й год имеют биомассу от 4 до 8.6 кг/м^2 (рис. 3, *А*).

Практически все экспериментальные сообщества, отражающие различные варианты сукцессии, в 3-летнем возрасте находятся на стадии доминирования *L. saccharina*, и их биомасса составляет уже не менее 4 кг/м^2, достигая почти 7 кг/м^2 (рис. 3, *Б*). При этом, если субстрат вносится раньше и сукцессия начинается с фазы *A. esculenta*, при прочих равных условиях общая биомасса водорослей оказывается в 1.5 раза ниже, чем у сообщества, начавшего формирование с фазы *L. saccharina* (рис. 3, *Б*).

Видовой состав анализировался на примере описаний 6 фитоценозов (табл. 1). Сопутствующие виды в естественных ламинариевых сообществах составляют

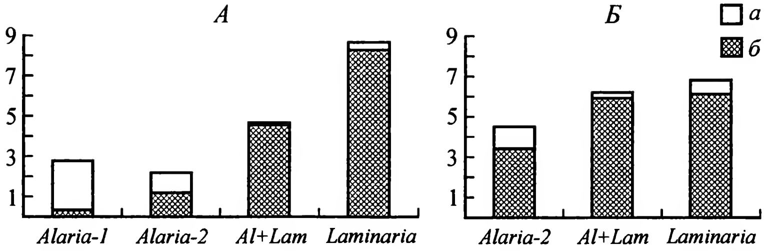


Рис. 3. Биомасса доминирующих видов в 2- (*А*) и 3-летних (*Б*) сообществах.

а — *Alaria esculenta*, *б* — *Laminaria saccharina*. По осям абсцисс — фазы, с которых начиналась сукцессия: *Alaria-1(2)* — 1-й и 2-й варианты фазы (*A. esculenta*), *Al* + *Lam* — фаза смешанного сообщества (*A. esculenta* + *L. saccharina*), *Laminaria* — фаза *L. saccharina*. По осям ординат — биомасса, кг/м^2.

не более 5 % от общей фитомассы водорослей (Михайлова, 2000а). В экспериментальных фитоценозах настоящего исследования на начальных стадиях сукцессии количественно виды-спутники представлены настолько незначительно (Михайлова, 2000б), что мы ограничились оценкой качественного сравнения видового состава.

Однолетние фитоценозы, сформировавшиеся на субстрате, внесенном в один год, но с разницей в 2 мес, характеризуются разными доминантами и имеют малое сходство видового состава (K_S = 0.60) (табл. 1, A и B). Эти же сообщества, но в возрасте 3 лет характеризуются одним доминантом (*L. saccharina*) и бо́льшим сходством видового состава (K_S = 0.80) (табл. 1, C и D). Казалось бы, очевидна приуроченность видового состава сопутствующих водорослей не к срокам внесения субстрата в море, а к виду-доминанту. В то же время в других фитоценозах с одинаковыми доминантами наблюдалось малое сходство видового состава: K_S между двумя «аляриевыми» фитоценозами A и F составляет 0.63, а коэффициенты между «ламинариевыми» фитоценозами B и D и между B и C составляют соответственно 0.56 и 0.52 (табл. 1). Надо заметить, что фитоценозы во всех 3 сравниваемых парах имеют разный возраст.

На примере одновозрастных (1-летних) сообществ можно провести сравнение 3 модельных, т. е. различающихся по доминанту, фитоценозов: A — в стадии *A. esculenta*, B — в стадии *L. saccharina* и E — в стадии промежуточного бидоминантного фитоценоза *A. esculenta* + *L. saccharina* (табл. 1). Как ни странно, ближе всего по видовому составу оказались фитоценозы A и B, имеющие разные доминирующие виды. В состав этих 2 фитоценозов входят виды *Acrosiphonia sonderi*, *Ectocarpus confervoides*, *Ceramium virgatum*, *Devaleraea ramentacea*, *Polysiphonia urceolata*, *Meiodiscus spetsbergense*, не обнаруженные в фитоценозе E (табл. 1). И наоборот, виды *Acrosiphonia flagellata*, *Petalonia fascia* и *Rhodomela confervoides*, отмеченные только в фитоценозе E, не обнаружены в фитоценозах A и B (табл. 1). Не исключено, что общность года внесения субстрата оказала более существенное влияние на сходство видового состава.

Таким образом, анализ видового состава фитоценоза с одинаковыми и с разными доминантами не позволяет установить жесткую связь видовых комплексов с доминирующими видами сообществ.

В процессе попарного сравнения только взрослые фитоценозы (C, D и F) по сходству видового состава образовали наиболее тесную группу: ($K_S \geq 0.65$). Даже аляриевый и ламинариевый фитоценозы (F и D) имеют 47.8 % общих видов (11 из 23) (табл. 1). Именно эти виды входят в состав всех взрослых фитоценозов. Большинство из них — виды многолетние: *Desmarestia aculeata*, *Odonthalia dentata*, *Pal-*

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав водорослей в разновозрастных фитоценозах с разными доминантами и сформировавшихся на субстрате, внесенном в разные сроки

Условное обозначение фитоценоза	A	B	C	D	E	F
Доминант(ы)	*Alaria esculenta*	*Laminaria saccharina*	*Laminaria saccharina*	*Laminaria saccharina*	*Alaria esculenta + Laminaria saccharina*	*Alaria esculenta*
Время внесения субстрата	июнь 2001 г.	август 2001 г.	июнь 2001 г.	август 2001 г.	сентябрь 1997 г.	август 2002 г.
Год отбора проб	2002	2002	2004	2004	1998	2004
Возраст фитоценоза	1 год	1 год	3 года	3 года	1 год	2 года
Acrosiphonia arcta (Dillw.) J. Ag.		+	+	+	+	
A. centralis (Lyngb.) Kjellm.		+				
A. flagellata Kjellm.					+	
A. incurva Kjellm.	+	+	+	+	+	+
A. sonderi (Kütz.) Kornm.	+	+	+	+		+
Spongomorpha aeruginosa (L.) Hoek			+	+		
Enteromorpha prolifera (Müll.) J. Ag.			+	+		
Ulvaria obscura (Kütz.) Gayral	+	+	+	+	+	+
Pilayella varia Kjellm.	+	+			+	
P. litoralis (L.) Kjellm.	+					+
Ectocarpus confervoides (Roth) Le Jolis	+	+				
E. fasciculatus Harv.	+				+	
E. siliculosus (Dillw.) Lyngb.		+				
Petalonia fascia (Müll.) Kuntze					+	
Dictyosiphon hyppuroides (Lyngb.) Kütz.		+			+	
Desmarestia aculeata (L.) Lamour.		+	+	+		+
Chorda filum (L.) Lamour.			+	+		
C. tomentosa Lyngb.		+		+	+	
Laminaria saccharina (L.) Lamour.	+	+	+	+	+	+
Alaria esculenta (L.) Grev.	+	+	+	+	+	+
Porphyra abyssicola Kjellm.	+		+	+	+	+

Euthora cristata (L.) J. Ag.	+		+			+
Cystoclonium purpureum (Huds.) Batt.			+			
Fimbrifolium dichotomum (Lepech.) Hanson						+
Palmaria palmata (L.) Kuntze	+	+	+	+	+	+
Devaleraea ramentacea (L.) Guiry	+	+	+			
Meiodiscus spetsbergense (Kjellm.) G. W. Saunders et McLachlan	+	+				
Antithamnionella flocossa (Müll.) Whittick	+		+			+
Scagelia pylaisaei (Mont.) Winne	+		+			
Ceramium virgatum Roth	+	+				
Ptilota gunneri Silva, Maggs et Irvine in Maggs, Hommersand		+	+			+
Pantoneura Baerii (Post. et Rupr.) Kyl.			+	+		
Phycodrys rubens (L.) Batt.	+		+			+
Polysiphonia urceolata (Lightf.) Grev.	+	+	+	+		+
P. arctica J. Ag.	+				+	
P. nigrescens (Smith) Grev.	+					
Rhodomela confervoides (Huds.) Silva			+	+	+	+
Odonthalia dentata (L.) Lyngb.			+	+		+
Количество видов	21	19	23	17	15	17

maria palmata, *Polysiphonia urceolata*, *Rhodomela confervoides*. Но и однолетние водоросли *Acrosiphonia incurva*, *A. sonderi*, *Porphyra abyssicola* и *Ulvaria obscura* являются типичными представителями всех ассоциаций ламинариевого пояса (Михайлова, 2000а, б). Видов, характерных исключительно для аляриевого фитоценоза, не обнаружено. Виды *Pilayella litoralis* и *Fimbrifolium dichotomum*, отмеченные только в этом фитоценозе, в природе также характерны для любых ламинариевых ассоциаций (Михайлова, 2000а, б).

Обращает на себя внимание тот факт, что наибольшая общность видовых списков отмечена в фитоценозах, в которых пробы отбирались в один и тот же год: в однолетних фитоценозах A и B пробы отбирались в 2002 г., данные по всем взрослым фитоценозам (C, D и F) были получены в 2004 г. (табл. 1). По-видимому, в какой-то мере сходство видового состава обусловлено наличием видов, характерных для года и сезона, когда собирался экспериментальный материал. В то же время наличие среди общих видов многолетних форм, появившихся ранее, не позволяет объяснять особенности видового состава только сроками отбора проб.

В процессе анализа мы выявили несколько факторов, которые так или иначе могли влиять на состав сопутствующих видов. Этими факторами являются: 1) сроки внесения субстрата (сезон, месяц); 2) доминирующий вид, определяющий фазу сукцессии; 3) возраст сообщества или, точнее, возрастное состояние доминанта; 4) год внесения субстрата; 5) год сбора материала. Анализ коэффициентов сходства приводит нас к заключению, что видовой состав фитоценозов в большей степени приурочен не столько к виду-доминанту, сколько к жизненной форме вида-доминанта, включающей его морфологию, размеры и, согласно возрасту, пространственное расположение в фитоценозе.

Эдификаторные функции доминантов, находящихся в разных возрастных состояниях, различны. Доминирующий вид, представленный молодыми растениями из семейства ламинариевых, влияет главным образом на характер водообмена, что определяет кислородный обмен, поглощение биогенных элементов и, в конечном итоге, обусловливает общую скорость обменных процессов со средой. На степень освещенности сопутствующих видов такой доминант влияет меньше, чем взрослые слоевища ламинарий. В однолетнем фитоценозе ламинариевые еще молодые и растут преимущественно вертикально, производя колебательные движения и создавая, таким образом, не полное, а частичное, боковое затенение. По-видимому, такого влияния на фитоценоз в целом недостаточно, чтобы рассматривать доминант в качестве эдификатора (средообразующего вида).

Начиная с 2-летнего возраста слоевища *A. esculenta* и *L. saccharina* имеют иное расположение в фитоценозе. Эти виды имеют отрицательную плавучесть, т. е. у них нет каких-либо приспособлений для поддержания таллома в вертикальном положении, как, к примеру, воздушные пузыри у фукусовых. Взрослые растения *A. esculenta* и *L. saccharina* занимают верхний ярус фитоценоза, но под тяжестью собственного веса пригибаются пластинами к грунту, образуют настил, или полог, который оказывает уже прямое влияние на освещенность всех компонентов фитоценоза. Такое влияние выражено преимущественно в ингибировании ростовых процессов мелких водорослей, «сметании» с субстрата части спор из общего спорового фонда фитоценоза. В этом выражаются основные, хотя далеко не все функции эдификаторных видов во взрослых ламинариевых фитоценозах.

Сезонные сроки начала колонизации, несомненно, влияют на состав водорослей. Особенно хорошо это видно на примере молодых сообществ, однако в скором времени эта разница сглаживается, наибольшее видовое сходство отмечено во взрослых сообществах — 2- и 3-летних. Настоящее исследование подтверждает ранее полученные данные о том, что состав сопутствующих видов формируется в течение 2—4-летнего периода (Михайлова, 2000б). Видовые комплексы экспериментальных сообществ еще нельзя рассматривать в качестве стабильных и характерных. Скорее, их можно назвать «пионерными группировками» (Миркин и др., 1989). Особенно это относится к 1-летним фитоценозам.

Эксперимент, проведенный в нижнем этаже изучаемой ассоциации, на глубине 7 м, не выявил аналогичной зависимости хода сукцессии от срока размещения субстрата в море, как мы это наблюдали в более мелководной зоне. Исследование в течение 2 сезонов субстратов 6 различных постановок продемонстрировало начало сукцессии макрофагов с фазы *L. saccharina*. В этой зоне при заселении нового субстрата для *L. saccharina* на первых этапах нет конкурентов.

Вид *A. esculenta* характеризуется оппортунистической стратегией жизни, чем обусловлена приуроченность его местообитаний к верхней части сублиторали, для которой свойственно отсутствие стабильности физических условий (штормы, прибой, сильные течения, торошение льдом). В таких условиях часто освобождаются естественные субстраты и появляются условия для поселения быстро растущих видов. Морфология вида позволяет ему лучше выживать в условиях физически неустойчивых, чем в условиях биотической конкуренции. По нашим наблюдениям, вид поселяется на новом субстрате в диапазоне глубин от 2 до 5 м.

Вид *L. digitata* является сильным биотическим конкурентом (виолентом), климаксовым видом. Он процветает в оптимальных условиях — средней части пояса ламинарий. С увеличением глубины (8—10 м) резко ухудшается водообмен, снижается прозрачность воды и, следовательно, освещенность. Поэтому здесь *L. digitata* уступает позиции доминанта менее прихотливому виду *L. saccharina*. По нашим данным, в нижней части ламинариевого пояса, занятого монодоминантной асс. L. saccharina, сукцессия упрощается до монофазного процесса и продолжается около 5 лет (Михайлова, 2000б).

Таким образом, в нижнем этаже ассоциации L. saccharina + L. digitata на глубине 5—8 м сукцессия включает только 2 фазы: L. saccharina → (L. saccharina + L. digitata).

Эксперимент, выполненный на стеклянных и шиферных пластинах, позволяет проследить самые ранние этапы сукцессии макрофитов на уровне проростков, т. е. на микроскопическом и субмикроскопическом уровнях.

В холодных приполярных морях макроскопические слоевища наиболее активно развиваются в теплое время года. Так, в северной части Охотского моря, для которого характерен период ледостава, прикрепление макрофитов происходит только с июля по сентябрь, когда температура воды поднимается выше 5 °C; наибольшая интенсивность прикрепления наблюдается в июле, когда верхние слои водных масс (глубина от 0 до 10 м) прогреваются до 13 °C (Кашин, 1975).

В Белом море также период наиболее активных биологических процессов у макрофитов ограничен временем между сходом и образованием ледового покрова. Как правило, он начинается с конца мая и заканчивается в середине ноября (рис. 4). Наиболее активная колонизация субстрата происходит в пределах этого периода.

В нашем эксперименте на пластинах двухнедельной экспозиции независимо от срока постановки макрообрастание практически отсутствует (табл. 2). За этот период на них формируется первичная пленка бактерий, простейших и микроводорослей (преимущественно диатомовых). Редкие проростки макрофитов в течение первых 2 недель возникают только в наиболее благоприятный для развития водо-

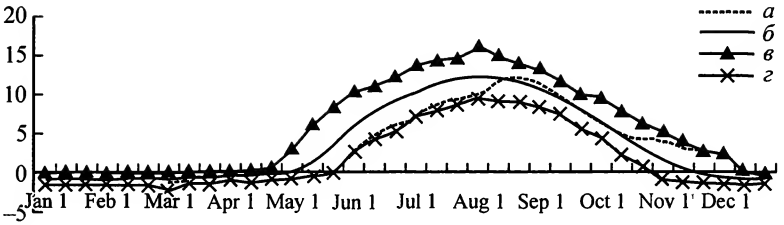


Рис. 4. Сезонный ход температуры в слое воды 0—10 м в районе Соловецких островов.
а — 1996 г., *б* — средняя, *в* — максимальная, *г* — минимальная температура за период 1942—2002 гг. По оси абсцисс — декады; по оси ординат — температура, °С.

рослей период — в июле и начале августа (табл. 2). Как правило, макрообрастание появляется через месяц после постановки пластин в море. Не исключено, что в верхних частях пояса ламинарий Белого моря в силу лучшего прогрева воды и освещенности микростадия сукцессии протекает быстрее.

Летняя динамика колонизации макрофитами четко прослеживается на пластинах, поставленных в наиболее ранние сроки (июнь—июль). На начальных стадиях поселяются очень немногие виды — эктокарповые и *L. saccharina*, проростки которых имеют высокую плотность поселения. Обычно максимальная плотность проростков наблюдается спустя 1.5 мес после начала экспонирования (табл. 2). К первопоселенцам можно отнести также *Rhodomela confervoides* и *Scagelia pylaisaei*, но встречаются они единично. В дальнейшем в сообществе обрастания появляются зеленые и другие виды красных водорослей, при этом количественно преобладают зеленые (проростки *Acrosiphonia* sp. и *Ulvaria obscura*), тогда как красные отличаются своим качественным разнообразием (табл. 2). По мере увеличения видового разнообразия плотность поселения отдельных, изначально наиболее массовых видов, снижается. Это приводит к некоторой количественной выровненности большинства видов. Таким образом, к концу лета формируется сравнительно богатое сообщество обрастания, включающее от 9 до 13 видов макрофитов и имеющее высоту до 37 мм (табл. 2).

Постепенное нарастание индекса видового разнообразия (ИВР) говорит о том, что изначально моно- или олигодоминантное сообщество становится полидоминантным. На всех сериях пластин максимальный ИВР достигается к концу лета (табл. 2). В сообществе к этому времени происходят изменения, обусловленные внутри- и межвидовыми взаимодействиями. Они выражаются в изначальном увеличении плотности нескольких видов и последующем ее снижении. Это приводит к более или менее устойчивому состоянию сообщества перед началом зимнего периода.

Чем раньше поставлены пластины, тем более богатое сообщество успевает сформироваться на них к концу лета. На пластинах, поставленных в конце лета (в августе), сообщество в первый вегетационный сезон практически не формируется. Редкие проростки макрофитов представлены в основном нитчатыми эктокарповыми.

На характере обрастания отражается также естественная сезонность в развитии водорослей независимо от даты постановки пластин и длительности экспонирования. Так, массовое появление на пластинах эктокарповых и *L. saccharina* приурочено главным образом к июлю. Виды *Acrosiphonia* sp. и *Ulvaria obscura* появляются в конце июля—начале августа, в период своей массовой вегетации в Белом море. Такие многолетние виды, как *Sphacelaria* sp., *Palmaria palmata*, *Ceramium virgatum*,

ТАБЛИЦА 2

Плотность поселения макроводорослей (экз./см^2) на экспериментальных пластинах в первый вегетационный сезон (Соловецкие острова, 1996 г.)

Дата постановки пластин	15.06					1.07				15.07			1.08		15.08
Дата снятия пластин	1.07	15.07	1.08	15.08	1.09	15.07	1.08	15.08	1.09	1.08	15.08	1.09	15.08	1.09	1.09
Экспозиция, месяцы	0.5	1	1.5	2	2.5	0.5	1	1.5	2	0.5	1	1.5	0.5	1	0.5
Chlorophyta															
Cladophora rupestris (L.) Kütz.								+							
Chaetomorpha sp.				+											
Acrosiphonia sp.			6.7	0.3	0.3			+	+			+			
Ulvaria obscura			8.9	6.6	3.4			+	0.4		+	3.6			
Phaeophyta															
Ectocarpaceae (*Pilayella varia*, *Ectocarpus confervoides*, *E. fasciculatus*)		95.6	111.1	9.5	4.7		124.4	184.4	0.8	2.2	75.6	42.2		4.4	
Sphacelaria sp.											+	+			
Saccorhiza dermatodea					0.4										
Laminaria saccharina		42.2	46.8	4.5	9.1		+	2.2	0.3			+			
Rhodophyta															
Audouinella efflorescens (J. Ag.) Papenf.								+							
Palmaria palmata					0.2										
Scagelia pylaisaei			+		0.4	+	+					+			
Ceramium virgatum				+	0.1			+	+		+	+			
Phycodrys rubens				0.1	0.1			+	+						
Polysiphonia arctica					0.2			+	0.1			+		+	
P. nigrescens									+			0.1			
Rhodomela confervoides		+	+	1.4	0.7	+	+	0.1	0.2		+	+		+	
Количество видов	0	3	7	8	13	2	4	10	9	1	5	11	0	2	0
ИВР	0	0.89	1.32	1.88	2.15	0	0	0.10	2.04	0	0	0.42	0	0.01	0
Максимальная высота обрастания, мм	<1	<1	4	8	37	<1	1	2	13	<1	1	3	0	1	0

Примечание. Плотность поселения видов *Ectocarpaceae* учитывалась совместно, в таблице они объединены одной строкой. На пластинах семейство включает от 1 до 3 видов, поэтому количество видов, отмеченных в столбце, может не совпадать с указанным в графе «количество видов».

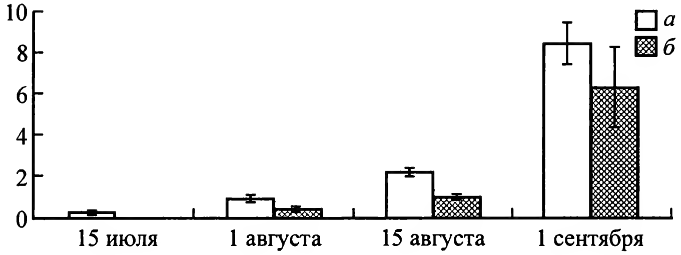


Рис. 5. Длина проростков *Laminaria saccharina* на экспериментальных пластинах в 1996 г.

Проростки на пластинах, поставленных 15 июня (*a*) и 1 июля (*б*). По оси абсцисс — дата снятия пластин; по оси ординат — длина проростков, мм.

Phycodrys rubens, *Polysiphonia arctica*, *P. nigrescens* поселяются последними — в августе (табл. 2).

Наибольший интерес представляет поселение доминанта. Вид *L. saccharina* появился только на пластинах, поставленных к конце июня и на пластинах обеих июльских постановок. Наибольшая плотность проростков, более 40 экз./см^2, отмечена на июньских пластинах через 1—1.5 мес с начала эксперимента, при дальнейшем экспонировании она снизилась и не превышала 10 экз./см^2. На пластинах июльских постановок количество проростков *L. saccharina* было значительно меньше и также уменьшалось к концу лета (табл. 2).

Измерение линейных размеров проростков ламинарии в течение летнего периода показало, что во второй половине августа наблюдается резкий скачок роста молодых спорофитов (рис. 5). Именно в этот период температура воды была максимальной и составила 11.4—11.7 °C (рис. 4). Благоприятные для роста спорофитов световые и температурные условия позволяют жизнеспособным проросткам активно расти с середины до конца лета. Более слабые особи отмирают в результате внутривидовой конкуренции в плотном поселении ламинарий, чем и вызвано резкое снижение плотности поселения проростков к концу лета (табл. 2).

Таким образом, в течение первого лета на пластинах обнаружено 18 видов водорослей, из которых 4 — зеленые, 6 — бурые и 8 — красные.

Наблюдения за пластинами на следующий год показали, что по количеству видов в сообществе обрастателей теперь преобладают бурые и красные водоросли. Это характерно для естественных сообществ ламинариевого пояса. На пластинах, по-прежнему, обильны такие сезонные водоросли, как эктокарповые, *Ulvaria obscura* и *Scagelia pylaisaei*. Некоторые водоросли, характерные для начальных стадий обрастания (*Acrosiphonia arcta*, *A. flagellata*, *Ceramium virgatum*), постепенно вытесняются из сообщества (табл. 2, 3). Наряду с этим увеличивается плотность поселения многолетних видов *Phycodrys rubens*, *Polysiphonia arctica* и *Odonthalia dentata*. Последний появляется на новом субстрате только на второе лето, тем не менее его проростки поселяются абсолютно на всех пластинах и к концу лета имеют высокую плотность поселения (табл. 3).

Рассматривая пластины, поставленные в различные периоды предыдущего лета, мы видим значительные различия. Максимальное количество видов через год обнаруживается на июньских пластинах (табл. 3). Видовой состав водорослей на них остается практически неизменным с конца предыдущего лета (табл. 2, 3), при этом снижается плотность поселения ламинарии и исчезает однолетний вид *Saccorhiza dermatodea*. К концу второго лета вытесняются некоторые сезонные и с большей плотностью поселяются многолетние виды красных водорослей (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Плотность поселения макроводорослей (экз./см^2) на экспериментальных пластинах во второй вегетационный сезон (лето 1997 г.)

Дата снятия пластин	3 июля 1997 г.						23 августа 1997 г.					
Дата постановки пластин	15.06.1996	1.07.1996	15.07.1996	1.08.1996	15.08.1996	1.09.1996	15.06.1996	1.07.1996	15.07.1996	1.08.1996	15.08.1996	1.09.1996
Chlorophyta												
Acrosiphonia arcta	0.2											
Acrosiphonia flagellata	+											
Ulvaria obscura	3.7	1.6	1.1	+	1.7	1.6	1.9	+	1.5	0.8	+	
Phaeophyta												
Ectocarpaceae (*Pilayella varia*, *P. litoralis*, *Ectocarpus confervoides*)	3.2	2.3	0.3				6.0	5.8	4.3	6.7	2.9	4.3
Laminaria saccharina	+						+					
Fusuc sp.	+											
Rhodophyta												
Palmaria palmata	+											
Scagelia pylaisaei	0.1	+					+	+	+			
Ceramium virgatum	+											
Phycodrys rubens	0.1	+					0.4	0.1	0.2	0.1	+	
Polysiphonia arctica	0.4	+	+	+	0.1		0.2	0.1	0.1	0.1	+	+
Rhodomela confervoides	0.9	0.4	+				0.7	0.2	+			
Odonthalia dentata		+					0.8	0.9	3.3	3.9	1.9	1.5
Количество видов	12	7	4	2	2	1	9	7	7	5	5	3

Примечание. Обозначения те же, что и в табл. 2.

На пластинах, поставленных в начале июля, на следующий год происходят небольшие изменения в видовом составе водорослей. Некоторые водоросли (*Acrosiphonia* sp. и *Ceramium virgatum*) исчезают из сообщества, некоторые сезонные виды (*Ulvaria obscura*, эктокарповые и *Scagelia pylaisaei*) появляются на пластинах вторично во второй вегетационный период (табл. 2, 3). Многолетние водоросли, за исключением *L. saccharina*, остаются в сообществе. На пластинах, поставленных в середине июля, сохраняется аналогичная тенденция изменений после зимнего периода. Несмотря на то что количество видов сокращается с 11 до 4 (табл. 2, 3), из сообщества главным образом вытесняются сезонные водоросли и *L. saccharina*, а многолетние виды *Polysiphonia arctica* и *Rhodomela confervoides*, успевшие поселиться в первое лето, остаются и на второе. Но в течение второго лета на этих пластинах происходят более значимые изменения, чем на пластинах предыдущих постановок. Формирование первичного сообщества обрастания, начавшееся, но не завершившееся в первое лето, происходит на второй год. К концу второго лета сообщество на этих пластинах становится идентичным сообществам обрастателей пластин предыдущих постановок (табл. 3).

На пластинах, поставленных в августе, сообщество обрастателей к концу первого лета так и не сформировалось. По-видимому, к началу зимнего периода не появилось обрастателей и на пластинах, поставленных в начале сентября. Во всяком случае, в начале следующего лета и на августовских и на сентябрьских пластинах мы видим крайне бедное макрофитообрастание (табл. 3). Из обнаруженных 2 видов *Ulvaria obscura* является сезонным, он отмечен на пластинах всех трех постановок и появился, очевидно, в начале второго лета. Второй вид — *Polysiphonia arctica* — многолетний, отмечен только на августовских пластинах, и появился он, вероятно, в конце предыдущего вегетационного сезона. В течение второго лета на августовских и сентябрьских пластинах появляются некоторые сезонные и многолетние виды, но даже к концу второго лета появившееся на них первичное сообщество обрастания беднее сообществ, отмеченных в это же время на пластинах предыдущих постановок.

Таким образом, на пластинах, поставленных в море в первой половине лета, уже к концу того же лета успевает появиться характерный состав видов водорослей, сохраняющийся и к началу следующего вегетационного сезона. На второй год дальнейшее развитие сообщества проявляется в постепенном замещении сезонных видов многолетними. На пластинах, поставленных во второй половине лета, к концу первой вегетации либо формируется бедное незрелое сообщество, либо не формируется совсем. Это приводит к тому, что формирование первичного сообщества происходит не сразу, а спустя почти год после внесения субстрата в море.

Эти данные хорошо согласуются с результатами наших экспериментов из прибрежья о-ва Жижгинский, которые проводились в верхней части исследуемой ассоциации на каменистом субстрате. При более раннем внесении субстрата в однолетнем фитоценозе, где доминирует *Alaria esculenta*, видовой состав практически сформировался, он характеризуется большим сходством с составом взрослых фитоценозов (см. текст и табл. 1). В то время как в однолетнем фитоценозе с доминированием *Laminaria saccharina*, который развивается на субстрате, внесенном позднее, видовой состав сопутствующих водорослей значительно отличается от состава взрослых сообществ, поскольку ему требуется более длительное время для окончательного формирования.

В связи с тем что *L. saccharina* доминирует в одной из наиболее длительных фаз сукцессии и является ценнейшим промысловым видом, особенностям его поселения необходимо уделить особое внимание.

В местах произрастания беломорских ламинарий соленость, как правило, стабильная (25—27 ‰) и дефицита по биогенам на протяжении всего года не наблюдается (Чугайнова, 2002), поэтому главными абиотическими факторами, обусловливающими сроки колонизации субстрата, являются температура и свет.

Температурный режим в поясе беломорских ламинарий (рис. 4) благоприятен для развития гаметофитов на протяжении всего календарного года, так как это микроскопическое поколение в жизненном цикле *L. saccharina* способно выживать в пределах от –1.5 до +23—24 °C (tom Dieck, 1993). Главный пик массового спороношения беломорских популяций *L. saccharina* отмечается в октябре (Макаров, Шошина, 1998). Но в октябре температура воды в прибрежной зоне Белого моря, даже в самые теплые годы опускается ниже 10 °C (рис. 4), что приводит к ингибированию роста спорофитов *L. saccharina* (Fortes, Lüning, 1980; Bolton, Lüning, 1982; Lüning, 1984; Макаров, 1987; Lüning, 1990). Зооспоры, вышедшие и проросшие в октябре и ноябре, дают поселение, которое переживает зиму на стадии гаметофитов. Рост спорофитов осуществляется, главным образом, в июле—августе, в более теплые годы этот период может увеличиваться с июня по сентябрь.

В эксперименте на пластинах (нижний этаж ассоциации) на второй год *L. saccharina* сохранилась только на июньских пластинах, именно на тех, где проростки вида были наиболее обильны и достигли наибольших размеров к концу первого лета (табл. 2, 3; рис. 5). Это означает, что если субстрат вносится в море в начале лета, то проростки *L. saccharina* появляются на субстрате одними из первых и с высокой плотностью. В течение первого лета в результате внутривидовой конкуренции происходит значительная их элиминация. Тем не менее оптимальные для роста световые и температурные условия второй половины лета позволяют наиболее конкурентоспособным особям достичь размеров, необходимых для переживания неблагоприятного периода года, и накопить для этого достаточное количество запасных веществ. Именно эти проростки с наступлением следующей весны сразу смогут приступить к активному росту и будут иметь преимущество в размерах перед проростками, появившимися предыдущей осенью или текущей весной. Такое преимущество позволит выжившим первопоселенцам на второй год достичь максимальных размеров и массы, что, в свою очередь, даст им больше шансов для дальнейшего выживания.

Поскольку эти растения пережили зимний период на стадии спорофитов, следующим летом они уже будут иметь одно годичное кольцо и, следовательно, формально будут иметь возраст –1+ лет, в отличие от проростков осеннего и последующего весеннего поселений, которые будут иметь возраст 0+ лет. Таким образом, на больших глубинах от периода внесения субстрата зависит количество укрепившихся проростков *L. saccharina*; скорость становления возрастной структуры ценопопуляции вида и общая биомасса формирующегося фитоценоза.

В более мелководной части ламинариевого пояса временно́й диапазон появления спорофитов *L. saccharina*, по всей вероятности, будет шире. Но в то же время в этой зоне проростки *L. saccharina* поздне-осеннего и весеннего поселений подвергаются конкурентным взаимодействиям со спорофитами *A. esculenta* весеннего поселения.

С увеличением глубины фактор конкуренции исчезает, но вступает в силу фактор освещенности, ингибирующий ростовые процессы. В предшествующих работах показано, насколько связаны с глубиной биомасса, плотность поселения растений и скорость формирования возрастной структуры развивающихся ценопопуляций *L. saccharina*. Несмотря на то что субстрат одновременно погружался на глубины 6 и 9 м, ценопопуляция *L. saccharina* в последнем случае развивалась с запаздыванием на 1 год и формировала почти в 10 раз меньшую биомассу (Михайлова, 2001).

Таким образом, в результате проведенного исследования можно сделать важный практический вывод: для наиболее быстрого формирования высокопродуктивных сообществ с наиболее ценными видами в Белом море целесообразнее рекомендовать вносить субстрат в августе—сентябре на небольшие глубины (около 2—3 м).

Выводы

В асс. Laminaria saccharina + L. digitata Белого моря микростадия сукцессии на внесенном субстрате длится не более 1 мес. Спорофиты *Laminaria saccharina* появляются с июня по сентябрь.

Сукцессия макрофитов на внесенном и освобожденном субстрате длится не менее 10—15 лет и является 2—4-фазным процессом: (A. esculenta) → (A. esculenta + L. saccharina) → {(L. saccharina) → (L. saccharina + L. digitata)}.

На глубинах 2—5 м при более раннем внесении субстрата наблюдается присутствие начальных фаз с доминированием *Alaria esculenta*, что сопряжено с более низкой биомассой формирующихся сообществ. На глубинах 5—8 м сукцессия начинается с фазы *L. saccharina.*

Состав сопутствующих видов сообществ на начальном этапе быстрее формируется при более раннем внесении субстрата, но различия исчезают уже в 2—3-летних фитоценозах независимо от фазы сукцессии.

Для формирования сообществ с максимальной биомассой и преобладанием наиболее ценного вида субстрат рекомендуется вносить на глубину 2—3 м в конце августа—сентябре.

Благодарности

Автор выражает благодарность СевПИНРО и АОВК за финансовую и организационную поддержку в ходе проведения работы, глубокую признательность К. Л. Виноградовой за научное руководство и консультации, А. В. Чабану за техническое обеспечение работы, Ю. А. Морозову, А. Н. Бреусенко, Р. М. Гогореву, Н. И. Аксенову, Д. В. Томановскому за выполнение водолазных работ; Ю. М. Силинскому за помощь в изготовлении экспериментальных пластин, Т. В. и А. Е. Сидельниковым, В. А. Демину и А. В. Владимирову за организационную и техническую помощь при внесении каменистого субстрата; С. И. Климову за статистическую обработку данных по температуре воды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кашин И. А. Водоросли-макрообрастатели экспериментальных пластин Тауйской губы Охотского моря // Обрастания в Японском и Охотском морях. Сборник. № 3. Владивосток, 1975. С. 167—179.

Кириллов А. Н., Михайлова Т. А. Формирование ламинариевого фитоценоза на экспериментальном полигоне в районе острова Жижгинский // Матер. рыбохозяйственных исследований водоемов Европейского Севера. Архангельск, 2002. С. 497—510.

Макаров В. Н. Поведение зооспор и ранние стадии развития *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. Белого и Баренцева морей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987. 20 с.

Макаров В. Н., Шошина Е. В. Спороношение // Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. Апатиты, 1998. С. 40—52.

Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 223 с.

Михайлова Т. А. Структура и межгодовая динамика ламинариевого фитоценоза в Белом море // Бот. журн. 2000а. Т. 85. № 5. С. 78—88.

Михайлова Т. А. Формирование ламинариевых фитоценозов на внесенном каменистом субстрате в Белом море // Бот. журн. 2000б. Т. 85. № 9. С. 88—103.

Михайлова Т. А. Развитие ценопопуляций *Laminaria saccharina* (*Phaeophyta*) при заселении свободного субстрата в Белом море // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 12. С. 24—31.

Михайлова Т. А. Влияние мезорельефа субстрата на структуру формирующихся водорослевых сообществ // Матер. рыбохозяйственных исследований водоемов Европейского Севера. Архангельск, 2002а. С. 470—487.

Михайлова Т. А. Изменение структуры фитоценоза на внесенном субстрате под влиянием промысла // Матер. рыбохозяйственных исследований водоемов Европейского Севера. Архангельск, 2002б. С. 487—496.

Михайлова Т. А. Некоторые аспекты выбора участков и характера распределения каменистого субстрата при проведении рекультивации // Матер. рыбохозяйственных исследований водоемов Европейского Севера. Архангельск, 2002в. С. 455—469.

Михайлова Т. А. Результаты исследований по проблеме рекультивации ламинариевых сообществ Белого моря // Матер. отчетной сессии Северного отделения ПИНРО по итогам научно-исследовательских работ 2001—2002 гг. Архангельск, 2003. С. 311—325.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982. 287 с.

Чугайнова В. А. Неорганические формы азота и фосфора в прибрежных районах Белого моря // Матер. рыбохозяйственных исследований водоемов Европейского Севера. Архангельск, 2002. С. 30—41.

Шошина Е. В. Динамика ростовых и репродуктивных процессов у водорослей Баренцева моря: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2001. 30 с.

Chapman A. R. O. Reproduction, recruitment and mortality in two species of *Laminaria* in Southwest Nova Scotia // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1984. Vol. 78. P. 99—109.

Bolton J. J., Lüning K. Optimal growth and survival temperatures of Atlantic *Laminaria* species (*Phaeophyta*) in culture // Marine Biology, Berlin. 1982. Vol. 66. P. 89—94.

Fortes M. D., Lüning K. Growth rates of North sea macroalgae in relation to temperature, irradiance and photoperiod // Helgoländer Meeresunters. 1980. Vol. 34. P. 15—29.

Kain J. M. Algal recolonization of some cleared subtidal areas // J. Ecol. 1975. Vol. 63. N 3. P. 739—765.

Kennelly S. J. Inhibitions of kelp recruitment by turfing algae and consequences for an Australian kelp community // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1987a. Vol. 112. P. 49—60.

Kennelly S J. Physical disturbances in an Australian kelp community. I. Temporal effects // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1987b. Vol. 40. P. 145—153.

Kennelly S. J. Physical disturbances in an Australian kelp community. II. Effects on understorey species due to differences in kelp cover // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1987c. Vol. 40. P. 155—165.

Lüning K. Seaweeds. Their Environment, Biogeography and Ecophysiology. 1990. USA. 527 p.

Lüning K. Temperature tolerance and biogeography of seaweeds: the marine algal flora of Helgoland, North Sea, as an example // Helgolander Meeresunters. 1984. Vol. 38. P. 305—317.

Neushul M., Foster M. S., Coon D. A., Woessner J. W., Harger B. W. W. An in situ study of recruitment, growth and survival of subtidal marine algae: techniques and preliminary results // Phycology. 1976. Vol. 12. P. 397—408.

Ojeda P., Santelices B. Ecological donminance of *Lessonia nigrescens* (*Phaeophyta*) in central Chile // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1984. Vol. 19. P. 83—91.

Oshurkov V. V., Ivanjushina E. A. Effect of experimental harvesting on kelp regrowth and on the structure of the shallow-water communities of Bering Island (Commander Islands) // Asian Marine Biology. 1993. Vol. 10. P. 95—108.

Pace D. Kelp community development in Barkley Sound, British Columbia following sea urchin removal // Proc. Intern. Seaweed Sym. 1981. Vol. 8. P. 457—463.

Paine R. T., Vadas R. L. The effects of grazing by sea urchins, *Strongylocentrotus* spp., on benthic algal populations // Limnol. Oceanogr. 1969. Vol. 14. P. 710—809.

Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Illinois, Urbana, 1963. 360 p.

Svendsen P. Noen observasjoner over taretraling og gjenvekst av stortate, *Laminaria hyperborea* // Fiskets Gang 1972. Vol. 22. P. 448—460.

tom Dieck (*Bartsch*) *I.* Temperature tolerance and survival in darkness of kelp gametophytes (*Laminariales*, *Phaeophyta*): ecological and biogeographycal implications // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1993. Vol. 100. P. 253—264.

Varma R. P. Studies on the succession of marine algae on a fresh substratum in Palk Bay // Proc. Indian Acad. Sci. 1959. Vol. 49. Sect. B. N 4. P. 245—263.

SUMMARY

Succession of laminarian communities was studied in 1996—2004 on the introduced stone substrata and fouling plates near the islands of Onega Bay and central part of the White Sea in the association *Laminaria saccharina* + *L. digitata*. Microstage of the succession lasts no more than 1 month, sporophytes of *Laminaria saccharina* appear on the introduced substrata from June to September. Formation of the communities is 2—4-phased process and lasts at least 10—15 years. At the depth 2—5 m, if the substrate was introduced earlier, phases with *Alaria esculenta* present in the succession, and this is related to low biomass of the forming communities. At the depth 5—8 m, the initial phase of succession is *L. saccharina* phase. At the beginning stages of succession, species composition of the communities forms more rapidly if substrate was introduced earlier. But the difference disappears already in 2—3-year-old phytocoenoses and regardless of the phase of the succession. In industry, the substrate is recommended to submerge to the depth 2—3 m from late August to September.

УДК 582.29 (075) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 12

© Н. В. Малышева

ЛИШАЙНИКИ ГОРОДОВ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ. 1. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

N. V. MALYSHEVA. LICHENS IN THE CITIES OF EUROPEAN RUSSIA. 1. TAXONOMIC ANALYSIS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 08.06.2006

В городах Европейской России, расположенных в 36 регионах, выявлено 604 вида лишайников из 162 родов, 54 семейств и 13 порядков. По количественному составу флора лишайников 107 изученных городов включает более половины видов европейской части России (55 %). Это совпадает с представлением о высоком уровне видового разнообразия урбанофлор в отношении цветковых растений. Систематическая структура общей урбанолихенофлоры достаточно сложна и гетерогенна. Она отражает географические особенности региона (зональность растительности) и влияние городских условий. Состав и соотношение лидирующих по числу видов, семейств и родов в рассматриваемой лихенофлоре свойственны лихенофлорам всей Голарктики. Уровень видового богатства выше среднего имеют 18 семейств: *Parmeliaceae* (90 видов), *Lecanoraceae* (72), *Ramalinaceae* (47), *Cladoniaceae* (46), *Physciaceae* (37), *Teloschistaceae* (25), *Hymeneliaceae* (22), *Lecideaceae* (21), *Porpidiaceae* (19), *Rhizocarpaceae* (18) и др. Они содержат 509 видов, или 84 % от общего числа видов. Первые 10 семейств объединяют 65.7 % видового состава флоры. В спектре семейств урбанолихенофлоры достаточно высокое положение занимают семейства, характерные для тундровых (*Stereocaulonaceae*), бореальных (*Parmeliaceae*, *Lecanoraceae*, *Cladoniaceae*, *Physciaceae*), аридных (*Acarosporaceae*), средиземноморских (*Ramalinaceae*, *Collemataceae*) лихенофлор Голарктики, что подтверждает гетерогенность состава лихенофлоры городов. Во флористическом спектре родов лишайников городов также сочетаются черты, характерные для бореальных (*Bryoria*, *Usnea*), тундровых (*Stereocaulon*) и аридных (*Aspicilia*, *Caloplaca*, *Acarospora*) лихенофлор. Специфика городских условий проявляется в преобладании в составе флоры родов, представленных небольшим числом видов. 78 родов (48 %) содержат по 1 виду.

Ключевые слова: лишайники, урбанофлора, таксономический состав, города, Россия.

В настоящее время ботаники активно занимаются изучением урбанофлор сосудистых растений по всей России, что позволило выявить ряд закономерностей и провести ряд обобщений для разных регионов. Однако подобное исследование городских лихенофлор до сих пор не проводилось, что послужило одним из оснований для проведения настоящей работы. Преобладающая часть населения России (73 %) живет в городах, причем 70 % городских поселений расположены в европейской части страны. Проведенные нами исследования по изучению лихенофлоры городов Европейской России должны восполнить данный пробел и явиться основой последующего мониторинга.

Целью работы являлась разносторонняя характеристика лихенофлоры городов Европейской России, выяснение ее современного состояния и динамики изменений, выявление основных закономерностей распределения лишайников, связанных с особенностями городских условий. Данная часть работы посвящена таксономическому анализу общей урбанолихенофлоры Европейской России.

Материалы и методы

Основным материалом послужили сборы и исследования автора, проведенные начиная с 1973 г. на территории 44 городов и 6 «бывших городов» Европейской России. Было собрано и определено свыше 15 тыс. образцов лишайников. Всего же, с учетом литературных (Малышева, 2004б) и гербарных (Малышева, 2000б, 2002) данных, исследованием охвачено 107 городов, расположенных в 36 регионах Российской Федерации в разных зонах растительности (Малышева, 2005; Malysheva, 2005). Были изучены коллекции лишайников ряда отечественных и зарубежных гербариев: Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), кафедры ботаники С.-Петербургского университета (LECB), кафедры ботаники Казанского государственного университета (KAZ), Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW), гербарий Лаборатории биоиндикации Института проблем экологии и эволюции (Москва), Тартуского университета (Эстония) (TU), Ботанического музея Хельсинкского университета (Финляндия) (H), Уппсальского университета (Швеция) (UPS). Исследования проводили с учетом административных границ городов (Малышева, 1999а, 2003а, б, 2004а).

Изучение лишайников городов проводилось маршрутным методом в сочетании с методом сеточного картирования. Территория крупнейших, крупных и больших городов разбивалась на квадраты со стороной 1 км, территории малых и «бывших» городов — на квадраты со стороной 200 м. Внутри каждого квадрата регистрировались видовой состав лишайников, проективное покрытие, приуроченность к субстратам и местообитаниям. Тщательно исследовались различные субстраты — кора деревьев, фундаменты зданий, почва, гниющая древесина, железобетонные конструкции и т. п. Были изучены лишайники различных элементов городского ландшафта: исторических и современных садов и парков, в том числе арборетумов, некрополей, транспортных магистралей, набережных, жилых кварталов, промышленной зоны, лесопарков, территории санаториев и курортов, научных городков. Например, в С.-Петербурге были изучены лишайники 76 исторических садов и парков, 75 современных садов, парков, бульваров, 3 арборетумов, 26 некрополей, 54 набережных (общей протяженностью 126 км), жилых кварталов, транспортных магистралей, участки, прилегающие к 58 станциям метрополитена и т. д. (Малышева, 2003а).

Исследования лишайников средневековых крепостей как исторических центров образования городов проводились на территории 11 средневековых крепостей, расположенных в пределах Ленинградской (Орешек, Старая Ладога, Копорье, Выборгский замок, Корела, Тиверский городок, Ивангородская крепость), Псковской (Псков, Старый Изборск), Новгородской (Новгородский кремль), Вологодской (Кирилло-Белозерский монастырь) областях (Малышева, 1999б, 2000а).

Характерной чертой городских флор является значительное участие интродуцентов — древесных растений используемых в озеленении. Поэтому специально изучались лишайники на экзотах (Malysheva, 1994; Малышева, Булыгин, 1996; Малышева и др., 1995; Малышева, Связева, 1995) в ботанических садах, дендропарках, питомниках, городских посадках, на приусадебных участках. Также были проведены специальные исследования и сбор лишайников на плодовых деревьях и кустарниках в разных регионах страны (Ленинградская, Псковская, Новгородская, Ивановская, Вологодская области, Республика Татарстан) (Малышева, 2003в).

В работе применялись методы сравнительной флористики, использовались картографические и историко-архивные материалы. При обработке собранного материала применялись методы математической статистики (расчет коэффициентов сходства Съеренсена—Чекановского, ранговой корреляции Спирмена). Определение лишайников проводилось в лабораторных условиях с применением общепринятых методик (морфологического, анатомического, биохимического методов) в Лаборатории лихенологии и бриологии БИН РАН (С.-Петербург). При этом использовались определители и систематические сводки по отдельным систематическим группам лишайников. Широко применялся метод идентификации видов с привлечением гербария. Объемы порядков, семейств и родов соответствуют системе *Ascomycota*, предложенной О. Е. Eriksson с соавт. (Outline of Ascomycota, 2004). При рассмотрении приуроченности городов к определенным зонам растительности учитывалась карта «Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий» (М., 1999) и легенда к ней. Границы европейской части России приняты согласно «Флоре Восточной Европы» (2001). Названия видов лишайников даны согласно работе R. Santesson с соавт. (2004).

Результаты и обсуждение

Лихенофлора городов оказалась богаче, чем можно было ожидать. Уровень ее видового разнообразия достигает 604 видов из 162 родов и 54 семейств. Систематическая структура лихенофлоры городов Европейской России оказалась достаточно сложной. Она отражает как географические особенности региона — зональность растительности, так и специфику городских условий — преобладание в составе флоры родов, представленных небольшим числом видов: 83 рода (50.6 %) содержат по 1 виду.

Многообразие видов лишайников изученных городов представлено 2 отделами — подавляющая часть видов относится к отделу *Ascomycota* (603 вида, или 99.8 %) и лишь 1 вид — к отделу *Basidiomycota*. Основу флоры лишайников городов составляют виды класса *Lecanoromyces* (553 вида, или 91.5 % от общего числа видов). Значительно менее представлены классы *Arthoniomycetes* (14 видов), *Chaetothyriomycetes* (12 видов), *Dothideomycetes* (4 вида). Из 13 порядков, объединяющих все видовое разнообразие лишайников городов Европейской России, наиболее значимо — 502 вида (83 %) — представлен порядок *Lecanorales*, что является характерной чертой голарктических флор. Далее по числу видов располагаются порядки *Arthoniales* (14 видов), *Pertusariales* (13), *Verrucariales* (12), *Agyriales* (12). Порядки *Mycocaliciales*, *Trichotheliales* представлены одним видом каждый.

Среди семейств наиболее крупными являются *Parmeliaceae* (90 видов), *Lecanoraceae* (72), *Ramalinaceae* (47), *Cladoniaceae* (46 видов) и *Physciaceae* (37)

ТАБЛИЦА 1

Состав ведущих семейств лихенофлоры городов Европейской России

Место	Семейство	Число видов	Доля видов, %	Число родов
1	*Parmeliaceae*	90	15.0	32
2	*Lecanoraceae*	72	11.9	10
3	*Ramalinaceae*	47	7.9	13
4	*Cladoniaceae*	46	7.6	1
5	*Physciaceae*	37	6.1	9
6	*Teloschistaceae*	25	4.1	3
7	*Hymeneliaceae*	22	3.6	5
8	*Lecideaceae*	21	3.5	2
9	*Porpidiaceae*	19	3.1	7
10	*Rhizocarpaceae*	18	3.0	2
11—13	*Umbilicariaceae*	16	2.6	1
	Collemataceae	16	2.6	2
	Stereocaulonaceae	16	2.6	2
14	*Acarosporaceae*	14	2.3	3
15—16	*Peltigeraceae*	13	2.2	1
	Pertusariaceae	13	2.2	2
17—18	*Verrucariaceae*	12	2.0	6
	Agyriaceae	12	2.0	6
	Всего	509	84.3	107

(табл. 1). Они являются ведущими в лихенофлоре городов и составляют ее ядро. Среднее число видов в семействе (в/с) — 11.2. Уровень видового богатства выше среднего имеют 18 семейств: *Parmeliaceae*, *Lecanoraceae*, *Ramalinaceae*, *Cladoniaceae*, *Physciaceae*, *Teloschistaceae*, *Hymeneliaceae*, *Lecideaceae*, *Porpidiaceae*, *Rhizocarpaceae* и др. Они содержат 509 видов, или 84 % от общего числа видов. На остальные 36 семейств приходится 95 видов, или 16 % ее видового состава.

Наличие в составе ведущих семейств лихенофлоры, а также высокий ранг в спектре семейств *Parmeliaceae*, *Lecanoraceae*, *Cladoniaceae*, *Physciaceae* (вместе они объединяют 245 видов, 40.1 % всех видов флоры) типичны для флор лишайников территорий умеренных широт Голарктики. Представители данных семейств являются эпифитами либо часто встречаются у основания деревьев (*Cladonia*). Благодаря своему массовому распространению эти таксоны входят в число ведущих семейств региональных и локальных лихенофлор (Домбровская, 1970; Седельникова, 1994а, б; 2001; Фадеева и др., 1997). Высокий уровень биоразнообразия в семействах *Parmeliaceae*, *Cladoniaceae*, *Physciaceae*, *Peltigeraceae* свидетельствует о большой роли бореального элемента в исследуемой флоре. Особенностью арктических (тундровых) лихенофлор является высокое положение сем. *Stereocaulonaceae*. Достаточно высокое положение сем. *Acarosporaceae* (14 видов) характерно для лихенофлор аридных областей северного полушария (Седельникова, 1994а; Голубкова, 2001; Веденеев, 2001), что обусловлено расположением ряда городов в степной и пустынной зонах. Специфической особенностью лихенофлор Средиземноморской области является наличие в составе ведущих семейств *Ramalinaceae* и *Collemataceae* (Голубкова, 1983). В спектре семейств урбанолихенофлоры эти семейства занимают достаточно высокое положение. Таким образом, во флористическом спектре лишайников городов Европейской России сочетаются черты, характерные для тундровых, бореальных, аридных, средиземноморских лихенофлор

Голарктики, что указывает на гетерогенность состава лихенофлоры городов и отражает зональные черты.

Среднее число родов в семействе (р/с) — 3.0. Уровень богатства, равный и выше среднего, имеют 14 семейств, первое место среди которых занимает сем. *Parmeliaceae* (32 рода). Далее следуют семейства *Ramalinaceae* (13), *Lecanoraceae* (10), *Physciaceae* (9), *Porpidiaceae* (7), *Verrucariaceae* (6), *Agyriaceae* (6), *Hymeneliaceae* (5), *Pannariaceae* (4), *Icmadophilaceae* (4), *Fuscideaceae* (3), *Gyalectaceae* (3), *Acarosporaceae* (3), *Teloschistaceae* (3). Вместе они содержат 364 вида, или 60.3 % от общего числа видов.

Семейств, насчитывающих 1 род, в лихенофлоре— 28, что составляет больше половины от общего числа семейств (52 %). На их долю приходится 123 вида, или 20.4 % всех видов лихенофлоры. Первое место среди семейств, представленных одним родом, принадлежит сем. *Cladoniaceae* (46 видов). Подавляющее большинство видов рода *Cladonia* является эпигейными лишайниками. Однако в городских условиях они часто произрастают в комлевой части деревьев. Значительно меньшим числом видов представлены семейства *Umbilicariaceae* (16 видов), *Peltigeraceae* (13), *Micareaceae* (10).

В составе флоры городов Европейской России насчитывается 162 рода лишайников. Среднее число видов в роде (в/р) — 3.7. Во флоре лишайников городов Европейской России 42 рода имеют показатель выше среднего. Вместе они насчитывают 430 видов, или 71.2 % всех видов лихенофлоры. Наиболее крупными по числу видов являются роды *Lecanora*, *Cladonia*, *Caloplaca*, *Lecidea*, *Aspicilia*, *Rhizocarpon*, *Umbilicaria*, *Melanelia*, *Stereocaulon*, *Peltigera*, *Ramalina*, причем первые 10 родов охватывают 36.3 % видового состава флоры (табл. 2). 78 родов содержат по 1 виду каждый, что составляет почти половину (48 %) выявленных родов лихенофлоры. Всего лишь 15 родов (9.3 %) содержат в своем составе 10 и более видов. Во флористическом спектре родов лишайников городов сочетаются черты, характерные для бореальных (*Bryoria*, *Usnea*), тундровых (*Stereocaulon*) и аридных (*Aspicilia*, *Caloplaca*, *Acarospora*) лихенофлор, что подтверждает гетерогенность состава флоры лишайников городов. Подобная особенность прослеживается и в составе урбанофлор сосудистых растений (Терехина, 2000; Антипина, 2002). Оценка флористического богатства лихенофлоры городов показала, что в городах встречается более половины (55 %) видов лишайников (604 вида), известных в настоящее время для Европейской России (1105 видов, указываемых в «Определителях» лишайников СССР и России (1971—2004)). Это совпадает с мнением о высоком уровне видового разнообразия урбанофлор в отношении цветковых растений (Ильминских, Шмидт, 1994; Ильминских, 1998). Города по своему географическому положению приурочены к стыкам естественных выделов суши различного ранга, где видовое разнообразие повышено изначально (Алехин, 1947; Мильков, 1973; Ильминских, 1998; Антипина, 2002).

Наибольшее число видов лишайников (351) встречено в малых городах, что, по-видимому, объясняется наименьшим антропогенным воздействием на лишайники. На втором месте по видовому богатству находятся мегаполисы (315 видов). Благодаря большому разнообразию экотопов на городских территориях создаются специфические экологические ниши, которые обеспечивают произрастание самых разных по экологическим требованиям растений. Промежуточное положение занимают крупнейшие (253 вида), крупные (189) и большие (122 вида) города, в которых хорошо развиты промышленность и транспорт. Менее всего лишайников (68) найдено на территориях городов, утративших свой городской статус («бывшие» города). Однако по видовой насыщенности родов (среднее число

ТАБЛИЦА 2

Состав ведущих родов лихенофлоры городов Европейской России

Место	Род	Число видов	Доля от общего числа видов, %
1—2	*Lecanora*	46	7.6
1—2	*Cladonia*	46	7.6
3—4	*Caloplaca*	18	3.0
3—4	*Lecidea*	18	3.0
5—6	*Aspicilia*	17	2.8
5—6	*Rhizocarpon*	17	2.8
7	*Umbilicaria*	16	2.6
8—9	*Melanelia*	14	2.3
8—9	*Stereocaulon*	14	2.3
10—11	*Peltigera*	13	2.1
10—11	*Ramalina*	13	2.1
12—13	*Bryoria*	11	1.8
12—13	*Bacidia*	11	1.8
14—15	*Collema*	10	1.7
14—15	*Micarea*	10	1.7
16—19	*Acarospora*	9	1.5
16—19	*Rinodina*	9	1.5
16—19	*Pertusaria*	9	1.5
16—19	*Lecania*	9	1.5
20—21	*Physcia*	8	1.3
20—21	*Cetraria*	8	1.3
22	*Porpidia*	7	1.3
23—28	*Arthonia*	6	1.0
23—28	*Lecidella*	6	1.0
23—28	*Usnea*	6	1.0
23—28	*Physconia*	6	1.0
23—28	*Leptogium*	6	1.0
23—28	*Chaenotheca*	6	1.0
29—33	*Xanthoria*	5	0.8
29—33	*Miriquidica*	5	0.8
29—33	*Xanthoparmelia*	5	0.8
29—33	*Phaeophyscia*	5	0.8
29—33	*Fuscidea*	5	0.8
34—42	*Verrucaria*	4	0.7
34—42	*Opegrapha*	4	0.7
34—42	*Candelariella*	4	0.7
34—42	*Neofuscelia*	4	0.7
34—42	*Bellemerea*	4	0.7
34—42	*Nephroma*	4	0.7
34—42	*Ochrolechia*	4	0.7
34—42	*Parmelia*	4	0.7
34—42	*Buellia*	4	0.7
	Всего	430	71.2

видов в роде — 2.4) данные территории близки к крупным (2.6) и средним (2.6) городам.

Городские лихенофлоры являются обедненным вариантом естественных флор. Среднее число видов лишайников в роде для городских лихенофлор составляет 3.7, что почти в 2 раза меньше показателя (7.2) для всей лихенофлоры Европейской России.

Заключение

Лихенофлора городов Европейской России, вопреки сложившемуся мнению, в целом довольно богата и разнообразна. Она содержит 604 вида лишайников из 162 родов, 54 семейств и 13 порядков. Систематическая структура общей урбанолихенофлоры достаточно сложна и гетерогенна. Она отражает географические особенности региона (зональность растительности) и влияние городских условий. Специфика городских условий проявляется преобладанием в составе флоры родов, представленных небольшим числом видов. 78 родов (48 %) содержат по 1 виду.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алехин В. В. Растительность и геоботанические районы Московской и сопредельных областей. М., 1947. 79 с.

Антипина Г. С. Урбанофлора Карелии. Петрозаводск, 2002. 200 с.

Веденеев А. М. Флора лишайников Волгоградской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2001. 27 с.

Голубкова Н. С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л., 1983. 248 с.

Голубкова Н. С. Лишайники пустыни Гоби (Монголия) и их адаптивная стратегия // Новости систематики низших растений. СПб., 2001. Т. 35. С. 129—140.

Домбровская А. В. Конспект флоры лишайников Мурманской области и северо-восточной Финляндии. Л., 1970. 118 с.

Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий. Карта. Масштаб 1 : 8 000 000 / Отв. ред. Г. Н. Огуреева. М., 1999.

Ильминских Н. Г. Экотонный эффект и феномен урбаногеогенной флористической аномалии // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб., 1998. С. 233—243.

Ильминских Н. Г, Шмидт В. М. Специфика городской флоры и ее место в системе других флор // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. СПб., 1994. С. 261—269.

Малышева Н. В. Лишайники городов Ивановской области // Бот. журн. 1999а. Т. 84. № 2. С. 59—67.

Малышева Н. В. Растения средневековых крепостей Северо-Запада России. 1. Крепости Ленинградской области // Бот. журн. 1999б. Т. 84. № 10. С. 46—59.

Малышева Н. В. Растения средневековых крепостей Северо-Запада России. 2. Псковский и Новгородский кремли // Бот. журн. 2000а. Т. 85. № 10. С. 42—52.

Малышева Н. В. Лишайники городов России и зарубежья в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность: Тр. Междунар. конф., посвящ. 100-летию организации исследований по микологии и криптогамной ботанике в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, 24—28 апреля 2000 г.). СПб., 2000б. С. 351—353.

Малышева Н. В. Образцы лишайников XVIII века из Санкт-Петербурга, хранящиеся в Гербарии Хельсинкского университета (H) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 12. С. 134—137.

Малышева Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга. СПб., 2003а. 100 с. (Тр. С.-Петерб. об-ва естествоиспыт. Сер. 3. Т. 79).

Малышева Н. В. Лишайники малых городов Северо-Запада России // Бот. журн. 2003б. № 10. С. 40—50.

Малышева Н. В. Лишайники-эпифиты культурных плодовых деревьев и кустарников Северо-Запада России // Бот. журн. 2003в. Т. 88. № 11. С. 61—67.

Малышева Н. В. Лишайники города Пскова. 1. Краткий анализ лихенофлоры // Бот. журн. 2004а. Т. 89. № 7. С. 1070—1077.

Малышева Н. В. Основные направления изучения лихенофлоры городов Европейской России // Северо-Западная Россия: проблемы экологии и социально-экономического развития: Матер. регион. общ.-научн. конф. с междунар. участием. Псков, 2004б. С. 75—78.

Малышева Н. В. Лишайники городов Европейской России: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2005. 38 с.

Малышева Н. В., Булыгин Н. Е. Эпифитные лишайники арборетума С.-Петербургской лесотехнической академии и выяснение их индикаторной роли // Изв. вузов. Лесной журн. 1996. № 6. С. 13—18.

Малышева Н. В., Связева О. А. Лишайники парка Ботанического института им. В. Л. Комарова Российской академии наук (Санкт-Петербург) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 1. С. 108—118.

Малышева Н. В., Тихомирова И. Н., Тобиас А. В., Игнатьева М. Е., Шаврина И. И. Комплексное ботаническое обследование Летнего сада в С.-Петербурге // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. 1995. № 17. С. 52—58.

Мильков Ф. Н. Человек и ландшафты. Очерки антропогенного ландшафтоведения. М., 1973. 224 с.

Определитель лишайников России. СПб., 1995. Вып. 6. 203 с. 1996. Вып. 7. 166 с. 2003. Вып. 8. 277 с. 2004. Вып. 9. 135 с.

Определитель лишайников СССР. Л., 1971—1978. 1971. Вып. 1. 410 с. 1975. Вып. 3. 275 с. 1977. Вып. 4. 343 с. 1978. Вып. 5. 303 с.

Седельникова Н. В. Лишайники в степных экосистемах Южной Сибири // Сибирский экологический журнал. 1994а. № 5. С. 453—458.

Седельникова Н. В. Оценка биологического разнообразия лишайников Сибири // Сибирский экологический журнал. 1994б. № 6. С. 563—573.

Седельникова Н. В. Лишайники Западного и Восточного Саяна. Новосибирск, 2001. 190 с.

Терехина Т. А. Антропогенные фитосистемы. Барнаул, 2000. 248 с.

Фадеева М. А., Голубкова Н. С., Витикайнен О., Ахти Т. Предварительный список лишайников Карелии и обитающих на них грибов. Петрозаводск, 1997. 100 с.

Флора Восточной Европы. Т. 10. Покрытосеменные. Двудольные / Под ред. Н. Н. Цвелёва. СПб., 2001. С. 8—10.

Malysheva N. V. Lichens on trees introduced to Russia from North America and South-East Asia // Abstr. 5th Intern. Mycological Congr. (August 14—21, 1994, Vancouver, British Columbia, Canada). 1994. P. 132.

Malysheva N. V. Lichens in European Russian cities: myths and reality // Abstr. XVII Intern. Bot. Congr. (Vienna, Austria, 17—23 July 2005). Vienna, 2005. P. 593.

Eriksson O. E., Baral H.-O., Currah R. S., Hansen K., Kurtzman C. P., Rambold G., Laessøe T. (eds). 2004. Outline of Ascomycota—2004 // Myconet. 2004. Vol. 10. P. 1—99 (http://www.umu.se/myconet/M10a.html)

Santesson R., Moberg R., Nordin A. et al. Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Uppsala, 2004. 359 p.

SUMMARY

In 107 cities of the European Russia 604 lichen species were found (over 50 % species known from this territory). The taxonomic analysis of the urban lichen flora is given.

УДК 581.9 (574) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 12

© Г. А. Садырова

АНАЛИЗ ФЛОРЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ВЫСОКОГОРИЙ ХРЕБТА КЕТМЕНЬ (СЕВЕРНЫЙ ТЯНЬ-ШАНЬ)

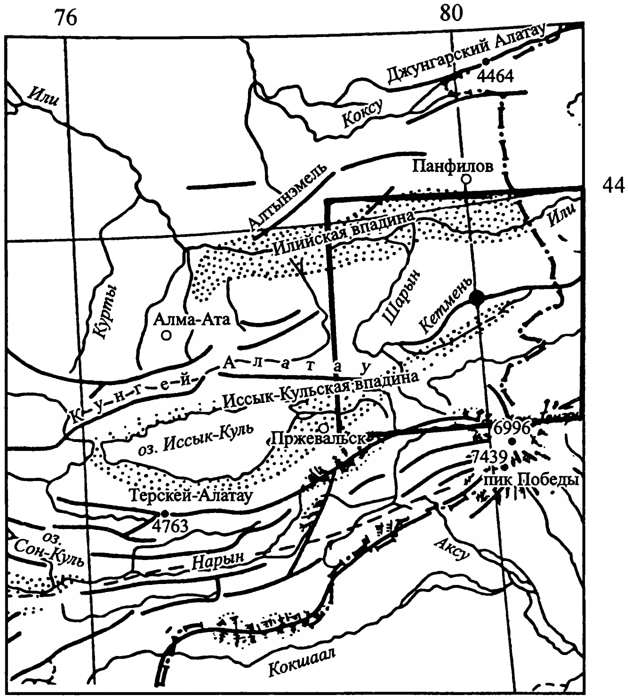
G. A. SADIROVA. THE ANALYSIS OF THE VASCULAR FLORA OF THE HIGH-MOUNTAIN OF KETMEN RANGE (NORTHERN TIEN-SHAN)

Институт ботаники и фитоинтродукции МОН Республики Казахстан
480090 Алма-Ата, ул. Тимирязева, 36 «Д»
Факс (3272) 47-90-91
E-mail: gulmik@bk.ru
Поступила 16.05.2005
Окончательный вариант получен 15.03.2006

Приводятся систематическая, биоморфологическая и географическая характеристики высокогорной флоры хр. Кетмень. Выявлено 516 видов сосудистых растений, анализируется их состав.
Ключевые слова: флора, сосудистые растения, хр. Кетмень, Северный Тянь-Шань.

Для выявления состояния современной флоры отдельных малоизученных районов Северного Тянь-Шаня нами проводились ботанико-географические исследования поднятия хр. Кетмень с 2003—2005 гг.

Хр. Кетмень является самым восточным из хребтов северных цепей Тянь-Шаня (см. рисунок). Он расчленяется на ряд дугообразных хребтов, обращенных выпуклостью к северу, наиболее северным и длинным является собственно Кетменьский хр. Горы простираются в широтном направлении, где протяженность их



Район исследования хр. Кетмень.

в пределах территории Казахстана составляет 300 км, а ширина 40—50 км. Высшая точка хр. Кетмень — 3638 м на ур. м. — находится в восточной части, у государственной границы. На севере хр. Кетмень спускается рядом ступенчатых сбросов в Илийскую впадину, севернее которой возвышается горный массив Джунгарского Алатау, на западе он граничит с горами Кулуктау, которые в свою очередь соединяются с Кунгей Алатау. На юге Кетменьские горы ограничены обширной межгорной Кегено-Текесской впадиной, где с севера хр. Кетмень полностью закрывает Кегенскую долину, а на востоке продолжающийся в Китае и переходящий в горную систему Темерлика, сливающегося с системой гор Боро-Хоро. Вершины гор хр. Кетмень не достигают снеговой линии и не имеют ледников и только кое-где летом сохраняются небольшие перелетки снега.

Для высокогорной части этого хребта характерно частое обнажение выходов коренных пород. В Кетмене вершины гор плоские и по ним проложены тропы, есть колесная дорога через перевал Кетмень. Склоны гор крутые, северный склон хр. Кетмень расчленен густой сетью речных долин, а южный более скалистый, круто, без предгорий падает к обширной Кегено-Текеской впадине, отделяющей хр. Кетмень от восточной части Терскей Алатау (Почвы..., 1962).

Речная сеть исследуемого района развита неравномерно. С северных склонов хр. Кетмень сбегают многочисленные мелкие потоки, кончающиеся на подгорном плато. Таких рек очень много, несколько десятков, но все они из-за небольшой высоты этого хребта сравнительно маловодны. Только весной во время снеготаяния они приобретают характер бурных селевых потоков, накапливающих большие конусы выноса вдоль северного подножия Кетменьского хр. Летом они иссякают сразу же при выходе из горных ущелий, а дальше протягиваются только лишь каменистые сухие русла, почти лишенные мелкозема и растительности. За обширной полосой пролювиальных наносов фильтрационные воды подходят к поверхности, обусловливая заболачивание и засоление местности (Аболин, 1930).

На южном склоне хр. Кетмень все воды собираются в обширную тектоническую впадину, когда-то бывшую озером, под названием долины Шалкудусу. Наиболее крупные реки (Ачинахо, Шункар, Дардымты, Чулак, Тегермень, Темерлик, Богуты, Хасан и др.) хр. Кетмень представляют ледниковые цирки с отвесными стенками высотой около 200 м и с плоским дном, где ниже, на протяжении 2—4 км, реки текут по дну трогов. Конечных морен на их поверхности не сохранилось. Современный размыв уничтожил продолжение трогов и флювиогляциальных террас, и в средней своей части реки текут в глубоких типично эрозионных ущельях (Рыбин, Юнусов, 1952).

Хр. Кетмень сложен интрузивными породами (розовато-серыми и светло-серыми гранитами, выходы которых имеются на северном склоне хребта), а также свитами эффузивных и осадочных пород.

Высотное распределение некоторых видов растений, как правило, связано с поясностью данной горной системы. И как уже было отмечено выше, хр. Кетмень имеет уступообразный северный и крутой южный склоны. К. В. Станюкович (1973) для северных склонов высокогорий Северного Тянь-Шаня, куда входит и исследуемый нами район, выделяет 2 пояса: пояс гемиокриофитных среднетравных лугов и арчовых стлаников — 2300—2800 (3000) м и пояс эукариофитных низкотравных лугов, степей и подушечников.

Исследуемый район высокогорий хр. Кетмень нами подразделяется на альпийский и субальпийский пояса. Нижняя граница субальпийского пояса проходит на высоте 2800—2700—2600 (2500) м над ур. м. Пояса нивальный и гляциальный, так характерные для других хребтов Северного Тянь-Шаня, в исследуемом районе отсутствуют, здесь самая высокая точка достигает 3600 м (гора Небесная у государственной границы), остальные же едва достигают 3300 м над ур. м.

Почвы высокогорного пояса хр. Кетмень представлены горно-луговыми и горно-лугово-степными альпийскими и субальпийскими. Горно-луговые альпийские почвы залегают в пределах высот 2800—3300 м, занимая северные склоны хр. Кетмень, а горно-лугово-степные занимают южные, юго-западные и юго-восточные склоны (Почвы..., 1962).

До настоящего времени флора хр. Кетмень была недостаточно изучена. Данные о его флоре имеются в работе М. С. Байтенова (1985), где приведен список видов высокогорной флоры Северного Тянь-Шаня, и для хр. Кетмень указывается 443 вида.

В результате обработки собранного нами материала, а также гербарных образцов, хранящихся в фонде Института ботаники и фитоинтродукции МОН Республики Казахстан и анализа ряда литературных источников («Флора Казахстана», «Определитель растений Средней Азии», «Иллюстрированный определитель растений Казахстана», Байтенов, 1985 и др.), касающихся флоры этого хребта, был составлен список высокогорных сосудистых растений хр. Кетмень, насчитывающий 516 видов, относящихся к 228 родам и 57 семействам.

Спектр высокогорных видов растений хр. Кетмень по систематическим группам показал, что основу флоры составляют покрытосеменные (табл. 1). Как видно из табл. 1, на долю сосудистых споровых и голосеменных приходится 2.4 %. Среди покрытосеменных на однодольные приходится 20.3 % от общего числа (105 видов), двудольные составляют 77.0 % (397 видов). Флористическая пропорция для высокогорья хр. Кетмень равна 57 : 228 : 516 или 1 : 4 : 9, т. е. среднее количество родов в одном семействе равно 4, а средний уровень видового богатства семейств

ТАБЛИЦА 1

Распределение видов растений хр. Кетмень по систематическим группам

Систематические группы	Число			% от общего числа видов
	семейств	родов	видов	
Папоротникообразные	5	5	7	1.2
Голосеменные	3	3	7	1.2
Покрытосеменные:	49	220	502	97.2
Двудольные	42	178	397	77.0
Однодольные	7	42	105	20.3

равен 9, и лишь в немногих семействах флоры количество видов выше этого среднего показателя. Семейств, включающих один вид, во флоре высокогорья изучаемого района насчитывается 15 или 26.3 %, а семейств, включающих один род — 33 или 57.3 %. Из них настоящими монотипными являются только 8: *Polygalaceae*, *Adoxaceae*, *Potamogetonaceae*, *Ephedraceae*, *Cupressaceae*, *Santalaceae*, *Polemoniaceae* и *Morinaceae*.

Число родов видов у 10 ведущих семейств приведено в табл. 2. Данные семейства содержат в своем составе более половины всех родов (64.8 %) и видов (65.5 %), которые встречаются во флоре хр. Кетмень, на остальные же 47 семейств приходится около (50 %) родов и (35 %) видов.

Первые 2 места по богатству как видов, так и родов занимают крупнейшие в Голарктике семейства *Asteraceae* и *Poaceae*. *Ranunculaceae* занимает 3-е место, а *Fabaceae* — 4-е (за счет полиморфных родов *Astragalus* и *Oxytropis*). Богатыми видами оказались семейства *Rosaceae*, *Caryophyllaceae* и *Brassicaceae*, что является типичным для флоры Древнего Средиземья (Камелин, 1973). Характерно высокое положение сем. *Cyperaceae* с крупнейшим родом *Carex* в высокогорье хр. Кетмень, что указывает на голарктические черты исследуемой флоры, где больше половины видов рода *Carex* являются бореальными. Также нужно отметить большое значение в сложении флоры высокогорья хр. Кетмень семейств *Scrophulariaceae* и *Apiaceae*. Еще большее своеобразие структуры высокогорной флоры показывает срав-

ТАБЛИЦА 2

Ведущие семейства высокогорья хр. Кетмень

Семейство	Число		% от общего числа видов
	родов	видов	
Asteraceae	27	71	13.7
Poaceae	28	54	10.4
Ranunculaceae	17	34	6.5
Fabaceae	7	34	6.5
Rosaceae	15	34	6.5
Caryophyllaceae	15	28	5.4
Brassicaceae	14	25	4.8
Cyperaceae	4	22	3.8
Scrophulariaceae	6	19	3.4
Apiaceae	14	17	3.2
Всего на 10 семейств	147	338	65.5

ТАБЛИЦА 3

Ведущие роды высокогорной флоры хр. Кетмень

Род	Число видов	% от общего числа видов
Carex	16	3.1
Allium	13	2.5
Astragalus	12	2.3
Oxytropis	12	2.3
Ranunculus	11	2.1
Potentilla	11	2.1
Poa	10	1.9
Gentiana	10	1.9
Erigeron	9	1.7
Saussurea	8	1.5
Dracocephalum	8	1.5
Taraxacum	8	1.5
Всего	129	25.0

нительный анализ родов, где на 12 наиболее богатых видами родов приходится 129 видов, или 25.0 % от всего видового состава. Как видно из табл. 3, среди полиморфных родов наиболее богаты видами роды *Carex*, *Allium*, *Astragalus*, *Oxytropis*, *Ranunculus*, *Potentilla*, их видовой состав увеличивается в пределах Тянь-Шаня, особенно с востока на запад, что отражает одну из флористических особенностей высокогорной флоры Средней Азии. Кроме того, необходимо отметить, что число родов, насчитывающих в своем составе от 3 до 7 видов, составляет всего 43, или 18.7 %. Они охватывают 184 вида (35.6 %). Число родов, имеющих в своем составе 1—2 вида составляет 172. Они включают 203 вида (39.3 %).

Своеобразие высокогорной флоры хр. Кетмень определяется и наличием различных жизненных форм. Флора богата многолетними травами, которых насчитывается 470 видов (91 %), бо́льшая часть их относится к семействам *Poaceae*, *Caryophyllaceae*, *Ranunculaceae* и *Asteraceae*. Однолетние растения представлены 37 видами (7.0 %), больше всего их в семействах *Poaceae*, *Brassicaceae* и *Asteraceae*. Встречаются они в основном в субальпийском поясе. Деревьев, кустарников и полукустарников — 46 видов, или 9.0 %, большинство которых относится к сем. *Rosaceae*.

Спектр ботанико-географических элементов высокогорной флоры хр. Кетмень позволил нам выделить 24 типа ареалов, среди которых доминируют виды с ареалами, занимающими область Древнего Средиземья, т. е. территорию от Испании и Марокко до пустыни Гоби и Западных Гималаев, включающих таких видов 342 (66.0 %). Как известно, наиболее богатым в Голарктическом царстве является Древнесредиземноморское подцарство, насчитывающее в своем составе значительное количество эндемичных родов и семейств (Лавренко, 1962).

Географический анализ высокогорных видов показал отсутствие на исследуемой территории хр. Кетмень эндемичных семейств и родов. Однако высокогорная его флора содержит около 243 среднеазиатских эндемичных видов, что составляет 47 % от всего состава флоры. Ареалы этих видов ограничиваются как системой Памиро-Алая — тяньшано-памироалайские элементы — 101 вид (19.5 %), так и Тянь-Шанской горной системой — это автохтонные тяньшанские элементы (Рубцов, 1956) — 86 видов, или 16.6 %. Кроме того, значительная часть видов имеет ареалы, связывающие Тянь-Шань и Памиро-Алай с Южным Алтаем —

55 видов, или 10.6 %. Незначительно представлена группа видов, связанная с Гималайской горной страной — тяньшано-гималайские элементы — 36 видов, или 7.0 %. Во флоре хр. Кетмень имеются также виды, ареалы которых охватывают горы Средней Азии и заходят в Иран и на Кавказ; они составляют тяньшано-иранскую группу — 11 видов, или 2.1 %. Флора хр. Кетмень содержит 2 эндемичных вида — *Oxytropis ketmenica* Saposch. и *Taraxacum rubtzovii* Schischk. Как отмечает Н. И. Рубцов (1956), общий характер эндемизма — молодой прогрессивный, связанный, по-видимому, с новейшими горообразовательными процессами плиоцен-плейстоценового периода, создавшими новую обстановку и новую среду для тяньшанской флоры и растительности, что повлекло за собой интенсивное формообразование.

Следует отметить, что высокогорная флора хр. Кетмень богата растениями, распространенными в умеренных областях Азии и относящимися к 166 видам (32.1 % от общего числа видов), что указывает на флористическую связь флоры и проникновение на ее территорию по системам горных цепей сибирских и среднеазиатских видов бореального происхождения.

Для выяснения общности флоры хр. Кетмень с флорами других горных систем определенное значение имеет сопоставление подобных флор. Для сравнения использовались данные по флоре верхних поясов некоторых горных регионов: Тарбагатай — 479 (Степанова, 1962); Алтай — 644 (Малышев, 1968); Джунгарский Алатау — 520 (Голоскоков, 1984); Кунгей Алатау — 548; Киргизский Алатау — 549; Заилийский Алатау — 634 (Байтенов, 1985). Наиболее близкие флористические связи исследуемый район имеет с Заилийским Алатау и Кунгей Алатау, а также с Джунгарским Алатау, что объясняется близким географическим положением этих гор. Общих видов с Киргизским Алатау во флоре хр. Кетмень насчитывается 342, или 61.6 %. Наиболее отдаленные связи обнаруживаются с флорами Тарбагатая и Алтая (табл. 4).

Таким образом, исследуемая высокогорная флора хр. Кетмень на 66.6 % сложена древнесредиземноморскими видами в широком смысле, где основное ядро составляют тяньшанские и переходные памироалайские группы ареалов, которые объединяются в горносреднеазиатский класс ареалов. Из них почти половина (47 %) всех видов, встречающихся во флоре хр. Кетмень, относится к эндемичным видам горной Средней Азии, и в своей основе являются автохтонными, что объясняется историческими и физико-географическими факторами. Остальные 166 видов (32 %) относятся к элементам, имеющим бореальное происхождение.

ТАБЛИЦА 4

Число общих видов в высокогорных флорах

Название горной системы	Виды, общие с видами высокогорной флоры хр. Кетмень (516 видов)	
	число	% от общего числа
Заилийский Алатау	402	77.9
Кунгей Алатау	396	76.7
Джунгарский Алатау	361	70.0
Киргизский Алатау	342	61.6
Тарбагатай	252	48.8
Алтай	217	42.0

Ниже приводится список видов высокогорных сосудистых растений, выявленных нами во время полевых исследований (2003—2005 гг.) и не отмеченных для хр. Кетмень во «Флоре Казахстана» и в работе М. С. Байтенова (1985).

Alliaceae: *Allium kaschianum* Regel, *A. tianschanicum* Rupr., *A. semenovii* Regel

Apiaceae: *Anthriscus sylvestris* Hoffm.

Asteraceae: *Artemisia pamirica* C. Winkl, *Pyrethrum karelinii* Krasch., *P. songaricum* Tzvel.

Brassicaceae: *Arabis fruticulosa* C. A. Mey., *Barbarea vulgaris* R. Br., *B. minor* C. Koch, *B. arcuata* Rchb., *Camelina microcarpa* Andr., *Cardamine impatiens* Andr., *C. sylvestris* Wallr., *Cardaria repens* (Schrenk) Jarm., *Hesperis sibirica* L., *Lepidium densiflorum* Schrad., *Neuroloma lancifolium* (M. Pop.) Botsch., *N. stenocarpum* (Kar. et Kir.) Botsch., *Strigosella scorpioides* (Bge.) Botsch., *Thlaspi cochleariforme* DC.

Boraginaceae: *Myosotis asiatica* Schischk.

Caryophyllaceae: *Arenaria rotundifolia* Bieb., *Cerastium holosteoides* Fries., *Dichodon cerastoides* (L.) Rchb., *Gastrolychnis apetala* (L.) Tolm., *G. longicarpophora* (Kom.) Czer., *G. tristis* (Bge.) Czer., *Herniaria caucasica* Rupr., *Minuartia biflora* (L.) Schinz et Thell., *Oberna behen* (L.) Ikonn., *Stellaria umbellata* Turcz. ex Kar. et Kir., *S. alatavica* M. Pop., *S. media* (L.) Vill.

Cyperaceae: *Carex serotina* Merat., *C. pycnostachya* Kar. et Kir., *C. stenophylloides* V. Krecz.

Fabaceae: *Oxytropis bosculensis* Golosk., *O. ochroleuca* Bge.

Gentianaceae: *Gentiana riparia* Kar. et Kir., *G. prostrata* Haenke., *Comastoma tenellum* (Rottb.) Toyokuni

Iridaceae: *Iris loczyi* Kanitz

Lamiaceae: *Dracocephalum nutans* L., *Stachyopsis marrubioides* (Regel) Ik.-Gal., *Thymus altaicus* Klok. et Shost., *T. dmitrievae* Gamajun., *T. seravschanicus* Klok.

Onagraceae: *Epilobium palustre* L.

Ophioglossaceae: *Botrychium lunaria* (L.) Sw.

Primulaceae: *Primula kaufmanniana* Regel, *P. pamirica* Fed., *P. nivalis* Pall., *Androsace fedtschenkoi* Ovcz., *A. ovczinnikovii* Schischk.

Ranunculaceae: *Callianthemum alatavicum* Freyn, *Delphinium dasyanthum* Kar. et Kir., *D. confusum* M. Pop., *Ranunculus pulchellus* C. A. Mey., *R. rubrocalyx* Regel, *R. repens* L., *R. krylovii* Ovcz., *Shibateranthis longistipitata* (Regel) Nakai, *Thalictrum foetidum* L.

Rosaceae: *Potentilla moorcroftii* Wall. ex Lehm., *P. biflora* Willd. ex Schlecht., *P. asiae-mediae* Ovcz. et Koczk., *P. sericea* L., *P. pamiroalaica* Juz., *P. chrysantha* Trev., *P. schrenkiana* Regel, *P. hololeuca* Boiss., *P. reptans* L., *P. longipes* Ledeb.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аболин Р. И. От пустынных степей Прибалхашья до системы Хан-Тенгри // Тр. Ин-та почвоведения и геоботаники САГУ. Вып. 5. 1930. 179 с.

Байтенов М. С. Высокогорная флора Северного Тянь-Шаня. Алма-Ата, 1985. 207 с.

Голоскоков В. П. Флора Джунгарского Алатау. Алма-Ата, 1984. 221 с.

Иллюстрированный определитель растений Казахстана. Т. 1—2. 1965—1972.

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. 354 с.

Лавренко Е. М. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. М., 1962. 168 с.

Малышев Л. И. Генетические связи высокогорных флор Южной Сибири и Монголии // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 2. С. 23—31.

Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1968—1998. Т. 1—10.

Почвы Казахской ССР. Вып. 4 // Алма-Атинская область. Алма-Ата, 1962. 423 с.

Рубцов Н. И. Флора Северного Тянь-Шаня и ее географические связи // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 1. С. 23—42.

Рыбин Н. Г, Юнусов Г. Р. Реки Казахстана // Очерки по физической географии Казахстана. Алма-Ата, 1952. С. 197—243.

Станюкович К. В. Растительность гор СССР. Душанбе, 1973. 414 с.

Степанова Е. Ф. Растительность и флора хребта Тарбагатай. Алма-Ата, 1962. 434 с.

Флора Казахстана. Алма-Ата, 1956—1966. Т. 1—9.

SUMMARY

The analysis of high-mountain flora of Ketmen Range is given, comprising 516 species of 228 genera and 57 families. Families richest in species are: *Asteraceae* — 71 species, *Poaceae* — 54, *Ranunculaceae* — 34; richest genera: *Carex* — 16 species, *Allium* — 13, *Astragalus* — 12. As a result of botanical, geographical study of the flora, 24 types of geographical ranges are distinguished. The basis of the flora of Ketmen Range is made by Ancient Mediterranean species, and among them mountain Central Asian species prevail. 243 of them are Central Asian endemics.

УДК 581.9 (571.54) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 12

© А. В. Суткин

АНАЛИЗ ФЛОРЫ ГОРОДА УЛАН-УДЭ

A. V. SUTKIN. THE ANALYSIS OF ULAN-UDE CITY FLORA

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
670047 Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6
Факс: (3012) 43-30-34
E-mail: sutkin_a@mail.ru
Поступила 26.05.2003
Окончательный вариант получен 03.05.2006

Приведены результаты исследования флоры сосудистых растений г. Улан-Удэ. Дан анализ ее антропофитного (синантропного) элемента. Приведена характеристика трансформации флоры в условиях урбанизированной среды.
Ключевые слова: урбанофлора, антропофиты, Забайкалье, г. Улан-Удэ.

В настоящее время площадь урбанизированных территорий в мире занимает всего лишь 5 % от всей суши (Терехина, 2000), но в связи с ростом масштабов урбанизации изучение их растительного покрова становится все более актуальным. В России изучение городских флор (урбанофлор) имеет давнюю историю, к настоящему времени материалы о флорах многих городов опубликованы, а также сделаны теоретические заключения о принципах их формирования и генезиса (Ильминских, 1993). Несмотря на то что флоры городов во многом сходны, в каждом регионе состав их имеет зонально-географическую и историческую специфику, поэтому широкий охват исследованиями большинства из них необходим для получения детальной и сравнительной информации. Урбанофлористические исследования приобретают особую значимость в уникальных природных регионах в связи с загрязнением их территорий и антропогенной трансформацией растительного покрова.

В Забайкалье исследования городских флор ранее не проводились, в связи с этим была поставлена задача изучить современную урбанофлору г. Улан-Удэ —

крупного административного центра, находящегося на транзитном пути между Европой и Азией.

Город Улан-Удэ — столица Республики Бурятия — находится на 51°49′ с. ш. и 107°35′ в. д. на высоте от 542 м (днище котловины) до 850 м над ур. м. (отроги хребтов) (Дондуков, 1965). Город располагается в пределах Селенгинского среднегорья у слияния рек Селенга и Уда в Иволгинско-Удинской межгорной мезозойской впадине, которая представляет собой обширное понижение, вытянутое в широном направлении и ограниченное с севера хребтами Хамар-Дабан и Улан-Бургасы, с юга — хр. Цаган-Дабан. История города (основан в 1666 г.) насчитывает более трех столетий (Тиваненко, 1996). В настоящее время Улан-Удэ занимает площадь 346.5 км^2 и в нем проживает свыше 400 тыс. человек.

На территории города естественный растительный покров сохранился фрагментарно и в настоящее время находится под значительной антропогенной нагрузкой. Поскольку изначально развитие города шло путем освоения ландшафтов в предгорьях хребтов Улан-Бургасы, Цаган-Дабан и Хамар-Дабан, а также выположенных, переувлажненных и заболоченных пойм рек Селенги, Уды и их притоков — Воровки, Верхней Березовки, Михайловки, Нижнеберезовской, в настоящее время даже в пределах старой застройки (Советский административный район) сохранились незатронутые участки. Они являются прибежищами для урбанофобных видов местной (аборигенной) флоры, среди которых отметим *Carex disticha* subsp. *lithophila* (Turcz.) Hämet-Ahti, *Acorus calamus* L., *Bolboschoenus planiculmis* (Fr. Schmidt) Egor., *Asparagus burjaticus* Peschkova, *Gagea pauciflora* Turcz. ex Ledeb. и др.

Материалы и методика

В основу анализа флоры положены материалы, собранные автором в течение 1996—2001 гг. на территории г. Улан-Удэ. Нами использованы также немногочисленные литературные источники, содержащие информацию о произрастании тех или иных видов на территории города. Исследования проводились маршрутным методом с использованием методики модельных выделов, предложенной Н. Г. Ильминских (1993). Контур модельного выдела 250 × 250 м использовался при выявлении пространственных особенностей трансформации флоры в условиях урбанизированной среды Улан-Удэ. Обследованная территория располагалась в пределах административной границы города. Всего на городской территории было заложено 16 модельных выделов, при этом, учитывая разный уровень напряженности урбанизированной среды в кварталах малоэтажной и многоэтажной застройки, в каждом историко-географическом секторе (старый, новый, современный город) было заложено 4 модельных выдела: по 2 заложено в кварталах малоэтажной и многоэтажной застройки каждого сектора и 4 — в секторе лесопарк.

Результаты и их обсуждение

В составе флоры сосудистых растений зарегистрировано 562 вида и подвида, относящихся к 85 семействам и 302 родам. Господство во флоре видов отдела *Magnoliophyta* — 547 (97.3 %), из которых 427 (78.1 %) видов — представители класса *Magnoliopsida*, связано с большей устойчивостью двудольных (по сравнению с представителями отдела *Liliopsida*) к стрессовым факторам городской среды (Березуцкий, 1998). На долю сосудистых споровых приходится лишь 15 видов.

ТАБЛИЦА 1

Семейственный спектр флоры г. Улан-Удэ

Семейства	Число видов		Ранг
	абс.	%	
Asteraceae	74	13.2	1
Poaceae	59	10.5	2
Rosaceae	46	8.2	3
Fabaceae	38	6.8	4
Brassicaceae	30	5.3	5
Cyperaceae	27	4.8	6
Ranunculaceae	23	4.1	7
Lamiaceae	18	3.2	8
Salicaceae	16	2.8	9—10
Scrophulariaceae	16	2.8	9—10
Всего	347	61.7	—

Анализ спектра семейств флоры показал, что 10 ведущих семейств включают 62 видового и 55 % родового разнообразия флоры. Одновидовых семейств во флоре города 33. Положение ведущих семейств флоры г. Улан-Удэ несколько отличается по сравнению с флорой Байкальской Сибири (Малышев, Пешкова, 1984). Отмечены повышение рангов семейств *Brassicaceae*, *Rosaceae* (табл. 1) и уменьшение доли представителей сем. *Cyperaceae*. Антропофильность многих видов сем. *Brassicaceae* и заметное увеличение его роли в сложении флор антропогенных территорий ранее уже отмечались некоторыми исследователями (Котт, 1948; Чичев, 1985; Беркутенко, 1989): виды родов *Sisymbrium* L. (*S. loeselii* L., *S. heteromallum* C. A. Mey.), *Berteroa* DC. (*B. incana* (L.) DC.), *Lepidium* L. (*L. densiflorum* Schrad., *L. ruderale* L.) и др. постоянно встречаются на рудеральных местообитаниях. На возрастание в составе урбанофлор более южных элементов, что отмечено и другими авторами (Ильминских, 1989; Горышина, 1991; Березуцкий, 1999), указывает повышение ранга сем. *Rosaceae*. Сем. *Cyperaceae* на урбанизированных территориях, как правило, представлено меньшим количеством видов по сравнению с природной флорой (Березуцкий, 1998), что также подтверждается и составом урбанофлоры Улан-Удэ, хотя некоторые таксоны этого семейства (*Carex duriuscula* C. A. Mey.) отличаются большой активностью на рудеральных местообитаниях.

Родовой спектр (табл. 2) городской флоры близок к спектру природной степной флоры Байкальской Сибири (Пешкова, 1972). О сохранении бореальных черт урбанофлорой свидетельствуют ведущие позиции в спектре родов *Carex* и *Artemisia*. Роды *Carex* и *Salix* превалируют в родовом спектре лесной флоры Байкальской Сибири (Малышев, Пешкова, 1984), а их значительное участие вместе с родом *Poa* характерно для бореальных флор (Юрцев, 1968). Отметим также, что виды рода *Salix* (*S. ledebouriana* Trautv., *S. microstachya* Turcz. ex Trautv., *S. pyrolifolia* Ledeb., *S. schwerinii* E. Wolf и др.) образуют естественные кустарниковые заросли в прирусловой части рек города и нередко используются для озеленения (Шункова, 1979).

В поясно-зональном спектре флоры ведущие позиции занимают виды степного комплекса (табл. 3), присутствие их связано с наличием в городе сухих степных ландшафтов. Расположение города в зоне светлохвойной тайги привело к заметному увеличению числа видов светлохвойной группы лесного комплекса. Виды этой группы распространены не только в лесопарках и периферийных участках города,

ТАБЛИЦА 2

Родовой спектр флоры г. Улан-Удэ

Роды	Число видов		Ранг
	абс.	%	
Carex	21	3.7	1
Artemisia	16	2.8	2
Salix	10	1.8	3—4
Astragalus	10	1.8	3—4
Poa	7	1.2	5—7
Elymus	7	1.2	5—7
Rumex	7	1.2	5—7
Chenopodium	6	1.1	8—12
Agrostis	6	1.1	8—12
Allium	6	1.1	8—12
Всего	347	61.7	—

но нередко встречаются на рудеральных местообитаниях — вдоль улиц, около зданий, на свалках мусора (*Larix sibirica* Ledeb., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. s. str., *Iris ruthenica* Ker-Gawler, *Chelidonium majus* L. и др.). Относительно многочисленна в пределах комплекса темнохвойная группа, ее виды распространены по северным склонам хребтов, окружающих город, в долинах рек и их притоков (*Equisetum scirpoides* Michx., *Carex iljinii* V. Krecz., *Smilacina trifolia* (L.) Desf., *Cardamine macrophylla* Willd. и др.) иногда культивируются (*Picea obovata* Ledeb.).

На территории города участие видов высокогорного комплекса ограничено гипарктомонтанной и монтанной группами, которые свойственны различным поясам гор и одновременно гипоарктическому зональному поясу (Малышев, Пешкова, 1984) (табл. 3). В предгорьях хребтов Улан-Бургасы и Цаган-Дабан (северная и южная окраины города) среди них отмечены: *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Carex media* R. Br., *C. microglochin* Wahlenb., *Draba cana* Rydb., *Aster alpinus* L.

ТАБЛИЦА 3

Поясно-зональный спектр флоры сосудистых растений г. Улан-Удэ

Флористический комплекс	Поясно-зональная группа	Число видов	
		абс.	%
Высокогорный	Гипарктомонтанная	5	0.9
	Монтанная	4	0.7
	Всего	9	1.6
Лесной	Темнохвойная	22	3.9
	Светлохвойная	105	18.6
	Пребореальная	12	2.2
	Всего	139	24.7
Степной	Лесостепная	63	11.3
	Горно-степная	57	10.1
	Собственно-степная	72	12.8
	Пустынно-степная	5	0.9
	Всего	197	35.1

ТАБЛИЦА 4

Ареалогический спектр флоры г. Улан-Удэ

Тип ареала	Число видов	
	абс.	%
Евразиатский	138	24.6
Циркумполярный и космополитный	117	20.8
Евросибирский	39	6.9
Азиатско-американский	14	2.5
Европейский	10	1.7
Южносибирский	71	12.6
Восточноазиатский	50	8.9
Североазиатский	42	7.5
Центральноазиатский	33	5.9
Общеазиатский	20	3.6
Маньчжуродаурский	19	3.4
Охотский	5	0.9
Эндемики	4	0.7
Всего	562	100

Луговые и лугово-болотные участки находятся в долинах основных рек, на них распространены виды азонального комплекса, которые нередко (*Poa palustris* L., *Scutellaria galericulata* L.) могут отмечаться в оврагах, лесопарках и на газонах города.

В ареологическом спектре городской флоры (табл. 4) господствуют виды с ареалами, выходящими за пределы Азии — 308 (54.7 %) (евразиатские, циркумполярные, азиатско-американские, евросибирские), что также характерно и для сопредельных территорий (Пыхалова, 2000; Рупышев, 2000), и других городов (Мерзлякова, 1997; Виньковская, 1999). Собственно азиатских (которые определяют самобытные черты флоры) — 239 видов (48.5 %) (южносибирские, восточноазиатские, североазиатские, центральноазиатские, общеазиатские, маньчжуродаурские, эндемики), среди них лидирующие позиции занимают виды с южносибирским ареалом — 71 (12.6 %), что можно объяснить географическим положением города на юге Западного Забайкалья.

По сóставу биоморф в г. Улан-Удэ доминируют травянистые многолетники — 331 вид (58.9 %). Положение города на стыке степных, лесных, таежных ландшафтов привело к практически равному участию длиннокорневищных и короткокорневищных растений (табл. 5). В г. Улан-Удэ древесные растения представлены бóльшим числом видов, чем полудревесные, что обусловлено повышенной механической уязвимостью полукустарников и полукустарничков (Березуцкий, 1998). Увеличение числа однолетников в составе флоры (в г. Улан-Удэ — 133 вида (23.6 %)) — одна из негативных тенденций антропогенного изменения растительного покрова (Мерзлякова, 1997).

Интересным моментом в исследовании городской флоры является выяснение состава и структуры антропофитного (синантропного) элемента, по которому можно судить о степени синантропизации городской флоры. Антропофиты (табл. 6) подразделяем на 2 субэлемента — апофитный и адвентивный, к апофитному отнесены сорные растения, происходящие из местной флоры, к адвентивному — флорогенетически чуждые для данного региона виды (Быков, 1967; Чичев, 1985).

ТАБЛИЦА 5

Эколого-биоморфологический спектр флоры г. Улан-Удэ

Экобиоморфа	Число видов	
	абс.	%
Древесные		
Деревья	34	6.0
Кустарники	46	8.2
Кустарнички	6	1.1
Всего	86	15.3
Полудревесные		
Полукустарники	2	0.4
Полукустарнички	9	1.6
Всего	11	2.0
Травянистые многолетники		
Длиннокорневищные	94	16.7
Короткокорневищные	93	16.5
Стержнекорневые	69	12.3
Рыхлокустовые	27	4.8
Плотнокустовые	25	4.4
Луковичные	10	1.8
Корнеотпрысковые	6	1.1
Клубнекорневые	6	1.1
Кистекорневые	1	0.2
Всего	331	58.9
Одно-двулетники	133	23.6
Паразиты	1	0.2
Всего	562	100

Некоторые исследователи (Чичев, 1981) выделяют в составе городской флоры группу растений индигенофитов, присутствие которых связано с наличием участков с естественной растительностью, не уничтоженной в процессе застройки. Такие участки Н. Г. Ильминских (1993) называет «неудобными землями» (берега рек, осыпи, болота и т. п.). В г. Улан-Удэ такие виды (индигенофиты) встречаются как на «неудобных землях», так нередко отмечаются на рудеральных местообитаниях (вдоль улиц) (*Poa botryoides* (Trin. ex Griseb.) Roschev., *P. steppos*a (Krylov) Roshev., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce и др.). Другие исследователи (Буцких, 1998; Мерзлякова, 2001) считают, что необходимо подразделять апофиты по характеру их поведения в условиях урбанизированной среды, при этом выделяют гемерофильные и гемерофобные растения. Судить о поведении того или иного растения в условиях антропогенно-трансформированной среды можно только при расчете активности (или «меры» преуспевания), что не всегда просто сделать (Суткин, 2003), поэтому в настоящей работе мы не приводим оценки видовой активности.

Гипотетически группу апофитов-сорных (табл. 6) необходимо включать в комплекс адвентивных видов (Малышев, 1981), но из-за отсутствия исторических сведений о флоре это часто невозможно сделать (Пяк, Мерзлякова, 2000). В связи с этим при анализе адвентивного субэлемента нами использована классификацион-

ТАБЛИЦА 6

Состав антропофитного элемента флоры г. Улан-Удэ

Группа и подгруппа	Число видов	
	абс.	%
Антропофиты	136	24.2
В том числе:		
Апофиты-сорные	71	12.6
Адвенты	65	11.6
В том числе по способу иммиграции:		
Ксенофиты	9	1.6
Эргазиофиты	50	8.9
Ксено-эргазиофиты	6	1.1
Всего	65	11.6
В том числе по степени натурализации:		
Эпекофиты	12	2.1
Колонофиты	43	7.7
Эфемерофиты	10	1.8
Всего	65	11.6

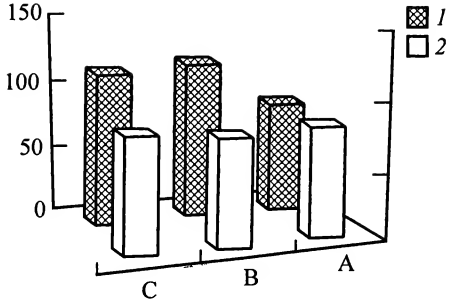
ная модель, согласно которой все адвентивные виды делятся по способу иммиграции и степени натурализации.

Эргазиофиты — культивируемые растения («беглецы из культуры»), преобладают среди адвентивных видов, некоторые из них (*Acer negundo* L., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray и др.) часто отмечаются не только на рудеральных местообитаниях, но и в лесопарках города. Некоторые из них (*Ribes aureum* Pursh., *Sorbus sibirica* Hedl.) были рекомендованы в озеленение города еще в середине XX в. (Шункова, 1972).

Суровые климатические условия существенно снижают способность заносных растений к натурализации, в связи с этим в урбанофлоре г. Улан-Удэ выявлено значительное количество видов, распространение которых ограничено местами заноса (колонофиты) (*Chenopodium foliosum* Asherson, *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Arctium tomentosum* Mill. и др.) и неустойчивые, единично встречающиеся (ефемерофиты) (*Secale cereale* L., *Amaranthus cruentus* L., *Zygophyllum pterocarpum* Bunge s. str., *Malva mauritiana* L.) (табл. 6).

Показатель синантропизации флоры С (или Ks), равный отношению числа синантропных видов к общему количеству видов флоры (Чичев, 1981; Шадрин, 1989), составляет 24.2 %, что немного ниже, чем в европейских городах, где С колеблется от 30 до 70 % (Jager, 1995), но значительно выше, чем для сопредельных территорий: хр. Улан-Бургасы — 6.7 (Пыхалова, 1999, 2000) и лесостепь Западного Забайкалья — 9.4 % (Рупышев, 2000).

Падение напряженности урбанизированной среды от центра к периферии приводит к повышению флористического разнообразия в том же направлении (Горышина, 1991; Ильминских, 1989). Развитие г. Улан-Удэ отдельными районами привело к тому, что в городе даже в центральной части существуют участки старой деревянной застройки, на которых в заложенных модельных выделах отмечается большее число видов, чем на таких же участках в многоэтажной (новой) застройке (см. рисунок). Следовательно, S-образное (криволинейное) изменение флористического разнообразия, отмеченное рядом авторов для городских флор (Ильминских,



Изменение флористического разнообразия селитебной части историко-экономико-географических секторов и кварталов.

Секторы: А — старая, В — новый сектор, С — современная застройка. Кварталы: *1* — малоэтажная (деревянная), *2* — многоэтажная (каменная) застройка. По оси ординат — число видов.

1993, 1998; Шушпанникова, 2001), в Улан-Удэ наиболее ярко проявляется в условиях мало- и многоэтажной застройки селитебной части различных по времени освоения секторов города. Вследствие того что лесопарки города созданы на основе остепненных сосновых лесов, видовое разнообразие их невелико (в среднем 88 видов в каждом) (Суткин, 2002).

Большое внимание при анализе урбанофлор уделяется вопросам сохранения и воспроизводства фитогенофонда (Ильминских, Тарасова, 1992; Мерзлякова, Амельченко, Игнатенко, 1996; Буданова, 2003). Конечно, охрана редких видов в условиях урбанизированной территории — вопрос проблематичный, но в некоторых городах (Омск (Буданова, 2003)) такие мероприятия уже проводятся. Кроме того, высказывается мнение, что в охране нуждаются не только виды местной флоры, но и адвентивные (Gigon, 1994). В г. Улан-Удэ обнаружено 5 видов, занесенных в Красную книгу Республики Бурятия (2002), из них интродуцентами являются *Picea obovata* var. *coerulea* L. Malyschev, *Amygdalus pedunculata* Pall., *Armeniaca sibirica* (L.) Lam., а редкие виды орхидных — *Cypripedium guttatum* Sw., *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter — встречаются только в пределах зеленой зоны города. Популяции некоторых декоративных видов (*Lilium pumilum* Delile, *Iris biglumis* Vahl, *I. humilis* Georgi, *Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Juz., *Anemone sylvestris* L., *Dianthus versicolor* Fischer ex Link. и др.) варварски уничтожаются, а охранные мероприятия в отношении их не проводятся. В условиях г. Улан-Удэ для охраны и воспроизводства фитогенофонда необходима интродукция видов из природных популяций на «неудобные земли» (которые имеются в каждом районе города) и лесопарки, это приведет не только к сохранению флористического разнообразия, но и повысит эстетические качества урбаносреды.

Заключение

Несмотря на антропогенную трансформацию, урбанофлора г. Улан-Удэ сохраняет черты, присущие природной бореальной флоре, о чем свидетельствует ее таксономический и эколого-фитоценотический спектры.

Как и в других сибирских городах (Томск, Иркутск, Омск) и сопредельных территориях, в г. Улан-Удэ по типу ареала преобладают виды с ареалами, выходящими за пределы Азии, а по составу биоморф — травянистые многолетники. В то же время древесные растения представлены бо́льшим числом видов, чем полудревесные, что обусловлено повышенной механической уязвимостью полукустарников и полукустарничков.

Синантропизация флоры на современном этапе составляет 24.2 %.

Обнаружено, что S-образное (криволинейное) изменение флористического разнообразия от центра к периферии в г. Улан-Удэ наиболее ярко проявляется в условиях малоэтажной (деревянной) и многоэтажной (каменной) застройки, в то время как лесопарки города достаточно бедны во флористическом отношении.

Для охраны и воспроизводства фитогенофонда предлагается использовать «неудобные земли» городской территории, на которые, исходя из экологических потребностей определенного растения, можно интродуцировать их из природных популяций в окрестностях города.

Благодарности

Считаю своим долгом выразить благодарность Б. Б. Намзалову (БГУ, г. Улан-Удэ), О. А. Аненхонову (ИОЭБ СО РАН, г. Улан-Удэ), всем сотрудникам Лаборатории флористики и геоботаники ИОЭБ СО РАН, кафедры ботаники Бурятского гос. университета, за обсуждение результатов исследований, ценные советы и замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Березуцкий М. А. Толерантность сосудистых растений к антропогенным местообитаниям (на примере флоры окрестностей г. Саратова) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 9. С. 77—83.

Березуцкий М. А. Антропогенная трансформация флоры // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 6. С. 8—19.

Беркутенко А. Н. Антропофильный элемент в семействе *Brassicaceae* советского Дальнего Востока // Проблемы изучения синантропной флоры СССР. М., 1989. С. 81—82.

Буданова М. Г. Флора сосудистых растений города Омска: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2003. 20 с.

Буцких О. А. Гемерофильный элемент как показатель степени синантропизации флоры Петрозаводска // Актуал. проблемы биологии: Тез. докл. V Молод. научн. конф. Сыктывкар, 1998. С. 26—27.

Быков Б. А. Геоботаническая терминология. Алма-Ата, 1967. 167 с.

Виньковская О. П. Состав флоры города Иркутска: Матер. Междунар. научн. конф. Разнообразие растительного покрова Байкальского региона 7—10 сентября 1999 г., г. Улан-Удэ. Улан-Удэ, 1999. С. 11.

Горышина Т. К. Растения в городе. Л., 1991. 149 с.

Дондуков Ц. Ц. Улан-Удэ — столица Советской Бурятии. Историко-краеведческий очерк. Улан-Удэ, 1965. 180 с.

Ильминских Н. Г. Экологические и флористические градиенты в урбанизированном ландшафте // Проблемы изучения синантропной флоры СССР. М., 1989. С. 3—5.

Ильминских Н. Г. Флорогенез в условиях урбанизированной среды: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1993. 36 с.

Ильминских Н. Г. Урбанистические градиенты во флоре // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики: Матер. IV Рабоч. совещ. по сравнит. флористике, Березинский биосфер. заповед., 1993. Кунгур, 1998. С. 244—259.

Ильминских Н. Г., Тарасова Е. М. К охране фитогенофонда урбанизированной флоры // Вестн. Удмуртского ун-та, 1992. Т. 3. С. 90—93.

Котт С. А. Сорные растения и меры борьбы с ними. М., 1948. 264 с.

Красная книга Республики Бурятия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов. 2-е изд. Новосибирск, 2002. 340 с.

Малышев Л. И. Изменение флор земного шара под влиянием антропогенного давления // Биологические науки. 1981. № 3. С. 5—20.

Малышева Л. И., Пешкова Г. А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1984. 265 с.

Мерзлякова И. Е., Амельченко В. П., Игнатенко Н. А. Редкие и исчезающие травянистые растения во флоре Томска // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока / Чтения памяти Л. М. Черепнина. Красноярск, 1966. Т. 1. С. 130—132.

Мерзлякова И. Е. Флора сосудистых растений города Томска: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1997. 18 с.

Мерзлякова И. Е. Соотношение синантропных элементов во флоре города Томска // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 11. С. 94—98.

Пешкова Г. А. Степная флора Байкальской Сибири. Новосибирск, 1972. 207 с.

Пыхалова Т. Д. Синантропизация флоры хребта Улан-Бургасы (Западное Забайкалье) // Биоразнообразие Байкальской Сибири. Новосибирск, 1999. С. 236—240.

Пыхалова Т. Д. Структура и экологические особенности флоры хребта Улан-Бургасы (Западное Забайкалье): Дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2000. 175 с.

Пяк А. И., Мерзлякова И. Е. Сосудистые растения города Томска: Учебное пособие. Томск, 2000. 79 с.

Рупышев Ю. А. Состав и структура флоры сосудистых растений лесостепи западного Забайкалья: Дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2000. 162 с.

Суткин А. В. Флора сосудистых растений г. Улан-Удэ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2002. 18 с.

Суткин А. В. К оценке синантропизации флоры урбанизированных территорий // Ботанические исследования в Азиатской России: Матер. XI съезда Русского ботанического общества (18—22 августа 2003 г., Новосибирск—Барнаул). Т. 1. Барнаул, 2003. С. 402—403.

Терехина Т. А. Антропогенные фитосистемы. Барнаул, 2000. 250 с.

Тиваненко А. В. Основные этапы Верхнеудинска первого столетия // Улан-Удэ в прошлом и настоящем: Матер. и тез. докл. научно-практич. конф. Улан-Удэ, 1996. С. 23—33.

Чичев А. В. Синантропная флора города Пущина // Экология малого города. Пущино, 1981. С. 18—42.

Чичев А. В. Адвентивная флора железных дорог Московской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 24 с.

Шадрин В. Л. Закономерности синантропизации локальных флор // Проблемы изучения синантропной флоры СССР. М., 1989. С. 45—47.

Шункова З. Г. Рекомендуемый ассортимент декоративных деревьев, кустарников в Бурятии // Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных областей: Тез. докл. ко II Науч. конф. Чита, 1972. Вып. 3. С. 38—41.

Шункова З. Г. Интродукция деревьев и кустарников в Бурятии. Улан-Удэ, 1979. 140 с.

Шушпанникова Г. С. Синантропное изменение флоры города Сыктывкара // Экология, 2001. № 2. С. 147—151.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 235 с.

Gigon A. Statiflora und Role Listen gefäzideter Arten // Ehthzürich Bull. 1994. N 253. S. 39—41.

Jager E. J. Plant geography // Progr. Botany. 1995. New York. N 5. P. 405—408.

SUMMARY

Flora of Ulan-Ude city contains 562 species and subspecies. Steppes, forest complexes and anthropophytes have most value for the urban flora at the modern stage. Adventive plant species are subdivided into 3 groups according to the way of immigrations, and into 3 groups according to the degree of naturalization. The degree of synanthropization of the urban flora at the modern stage is 24.2 %. Gradient characters of transformation of the flora are determined. S-shaped transformations of floristic diversity in districts of small wooden and high stone buildings are discovered.

УДК 630*811: 581.5 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 12

© О. Ю. Сизоненко, Е. С. Чавчавадзе

АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВТОРИЧНОЙ КСИЛЕМЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ *BETULA* И *DUSCHEKIA* (*BETULACEAE*) НА КРАЙНЕМ СЕВЕРЕ РОССИИ

O. Yu. SIZONENKO, E. S. CHAVCHAVADZE. ANATOMICAL FEATURES OF SECONDARY XYLEM OF SOME SPECIES OF *BETULA* AND *DUSCHEKIA* GENERA (*BETULACEAE*) IN THE EXTREME NORTH OF RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 13.01.2004
Окончательный вариант получен 20.04.2006

На примере 4 видов из родов *Betula* и *Duschekia* изучена анатомия вторичной ксилемы представителей березовых из районов Крайнего Севера Россия (Кольский п-ов, п-ов Таймыр, Чукотка), имеющих биоморфу — прямостоячий или стелющийся кустарник. Исследована как ювенильная, так и дефинитивная структура водопроводящей ткани и выявлен комплекс признаков, характеризующих своеобразие ее становления в экстремальных условиях высоких широт.

Ключевые слова: анатомия, древесина, дефинитивная ксилема, ювенильная ксилема, водопроводящая ткань, морфологический ряд признаков, кустарник, арктическая флора, Россия.

Сем. *Betulaceae* включает 3 рода — *Betula* L., *Alnus* Hill, *Duschekia* Opiz. и примерно 85 видов (Takhtajan, 1997), широко распространенных в умеренных областях северного полушария. Лишь немногие его представители достигают на севере лесотундры и тундры, часто принимая в этих условиях карликовые и стелющиеся формы, причем большинство встречающихся в Арктике видов едва заходят в ее пределы из лесной зоны и по существу чужды ей. Исключением являются *Betula tortuosa* Ledeb. (небольшое деревце), *B. divaricata* Ledeb. (прямостоячий невысокий кустарник), *B. exilis* Sukacz., *B. nana L.* и *B. tundrarum* Perf., имеющие жизненную форму стелющегося кустарника, а также *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar и *Duschekia kamtschatica* (Regel) Pouzar (прямостоячие кустарники). Эти виды широко распространены в лесотундре, субальпийском и нижнеальпийском поясах гор и в южной подзоне тундровой зоны (Черепанов, 1966; Корчагина, 1980).

Особенности дефинитивной ксилемы и темпы ее формирования у видов, обитающих в условиях Арктики на границе ареалов, исследованы недостаточно (Чавчавадзе, Сизоненко, 1996, 1998, 2002) и не дают полного представления о таксономических, филогенетических и экологических аспектах ее структуры. Для правильного определения путей адаптации этих растений к условиям высоких широт и более полного отражения специфики их водопроводящей системы необходимо детальное исследование вторичной ксилемы, занимающей в стебле наибольший объем.

Материалы и методы

Изучены 4 вида с биоморфой кустарники из родов *Betula* и *Duschekia*: *Betula exilis*, *B. nana*, *B. divaricata*, *Duschekia fruticosa*, достаточно характерные для флоры Крайнего Севера и составляющие примерно $^1/_3$ видового состава арктических представителей сем. *Betulaceae* с этой жизненной формой (табл. 1).

Образцы древесины каждого вида брались в 3-кратной повторности ниже живой кроны в наиболее толстой части стебля. Срезы древесины делали на замораживающем санном микротоме в 3 плоскостях — поперечной, радиальной и танген-

ТАБЛИЦА 1

Краткая характеристика изученных образцов

Вид	Жизненная форма	Возраст (лет) и диаметр образцов (мм)	Дата сбора	Место сбора
Betula nana L.	КК стел.	14—15 лет, 4—5 мм	10.08.1992	Пос. Дальние Зеленцы, берег Баренцева моря
	КК стел.	30—32 года, 5—6 мм	10.07.1994	Кольский п-ов, Чуна-тундра, 500—600 м над ур. м.
B. divaricata Ledeb. (= *B. middendorffii* Trautv. et C. A. Mey.)	КК	5—10 лет, 3—4 мм	30.07.1988	Чукотка, Северная Корякия, верховья р. Длинной (бассейн р. Великой)
B. exilis Sukacz.	КК	10—15 лет, 4—5 мм	1843	Течение р. Таймыр, Сибирская экспедиция АН
Duschekia fruticosa (Rupr.) Pouzar	КК	15—17 лет, 3—5 мм	15.07.1949	Западный Таймыр, верхнее течение р. Пясины

Примечание. К — карликовый кустарник прямостоячий; стел. — стелющийся кустарник.

тальной. Поперечный и радиальный срезы включали все годичные кольца по диаметру (проходили через сердцевину). Тангентальные срезы для всех особей делали как из 2—3 первых годичных слоев (ювенильная ксилема), так и из последних слоев (дефинитивная ксилема). Строение вторичной ксилемы исследовали с применением световых МБИ-3, БИОЛАМ-15 и сканирующего электронного JSM-35 микроскопов. На всех срезах последовательно отложенных камбием годичных колец изучены структурные элементы ксилемы и их особенности, выявлены диагностические признаки, которые использованы для составления ксилотомического ключа по определению видов с учетом возрастных изменений. Количественные параметры элементов измеряли по срезам и мацерированному материалу, выбранному со стороны наибольшего прироста, под световым микроскопом с последующей первичной статистической обработкой данных (Глотов и др., 1982), всего учтено 28 признаков (табл. 2). Статистические функции вычислены по данным 30 измере-

ТАБЛИЦА 2

Количественно-анатомические признаки вторичной ксилемы представителей родов *Betula* и *Duschekia* (*Betulaceae*) на Крайнем Севере России

Ксилотомические признаки	min	max	$x_{ср.}$	*V*, %
Betula divaricata				
Ширина годичного кольца, мкм	82	234	164.2	17.53
Число сосудов на 1 мм^2 — всего	138	176	160.0	5.31
Число сосудов на 1 мм^2 — одиночных	18	20	19.2	3.00
Число сосудов на 1 мм^2 — сгруппированных	120	158	140.8	5.98
Тангентальный диаметр одиночных сосудов, мкм	14	38	24.5	20.52
Тангентальный диаметр сгруппированных сосудов, мкм	14	33	23.4	20.89
Радиальный диаметр одиночных сосудов, мкм	22	38	29.9	16.78
Радиальный диаметр сгруппированных сосудов, мкм	16	38	27.4	22.16
Удельный объем сосудов — общий, %	14	32	19.6	19.56
Удельный объем сосудов — одиночных, %	0	6	2.8	40.67
Удельный объем сосудов — сгруппированных, %	11	26	16.8	18.68
Удельный объем лучей — общий, %	12	16	14.0	5.93
Удельный объем лучей — однорядных, %	10	15	12.4	7.69

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Ксилотомические признаки	min	max	$x_{ср.}$	V, %
Удельный объем лучей — многорядных, %	0	3	1.6	37.00
Длина члеников сосудов, мкм	275	440	372.9	12.12
Длина волокнистых элементов, мкм	385	572	488.0	10.35
Длина паренхимного тяжа, мкм	363	418	387.2	2.87
Длина паренхимной клетки, мкм	55	88	72.6	9.07
Тангентальный диаметр волокнистых элементов, мкм	8	16	12.0	16.67
Радиальный диаметр волокнистых элементов, мкм	5.5	16	10.0	36.67
Число лучей на 1 мм — всего	13	19	17.0	7.88
Число лучей на 1 мм — однорядных	11	19	15.2	10.19
Число лучей на 1 мм — многорядных	0	3	1.8	32.00
Высота лучевой клетки, мкм	10	40	22.8	24.83
Ширина лучевой клетки, мкм	11	14	11.6	6.07
Толщина клеточных оболочек сосудов, мкм	1.84	2.21	1.986	4.08
Толщина клеточных оболочек волокнистых элементов, мкм	1.84	2.76	2.21	9.28
Толщина оболочек лучевых клеток, мкм	1.29	1.47	1.39	3.70
Betula exilis				
Ширина годичного кольца, мкм	55	409	197.0	29.80
Число сосудов на 1 мм^2 — всего	107	167	144.2	8.29
Число сосудов на 1 мм^2 — одиночных	13	24	19.4	12.64
Число сосудов на 1 мм^2 — сгруппированных	93	142	124.4	8.31
Тангентальный диаметр одиночных сосудов, мкм	19	50	31.6	21.00
Тангентальный диаметр сгруппированных сосудов, мкм	16	27	21.2	15.25
Радиальный диаметр одиночных сосудов, мкм	19	49	35.95	18.63
Радиальный диаметр сгруппированных сосудов, мкм	16	50	32.4	28.06
Удельный объем сосудов — общий, %	18	36	28.0	13.35
Удельный объем сосудов — одиночных, %	3	8	5.2	21.90
Удельный объем сосудов — сгруппированных, %	15	33	22.8	18.02
Удельный объем лучей — общий, %	20	25	22.8	4.43
Удельный объем лучей — однорядных, %	16	23	18.6	8.38
Удельный объем лучей — многорядных, %	0	8	4.2	42.00
Длина члеников сосудов, мкм	153	305	233.4	18.46
Длина волокнистых элементов, мкм	343	520	416.0	10.58
Длина паренхимного тяжа, мкм	289	322	305.4	2.12
Длина паренхимной клетки, мкм	38	71	52.6	12.60
Тангентальный диаметр волокнистых элементов, мкм	5.5	22	12.2	34.11
Радиальный диаметр волокнистых элементов, мкм	5.5	22	15.28	32.84
Число лучей на 1 мм — всего	19	26	21.2	6.87
Число лучей на 1 мм — однорядных	16	24	19.0	8.29
Число лучей на 1 мм — многорядных	0	5	2.2	43.00
Высота лучевой клетки, мкм	10	40	22.8	28.65
Ширина лучевой клетки, мкм	5	16	9.7	21.84
Толщина клеточных оболочек сосудов, мкм	1.84	2.21	2.006	4.34
Толщина клеточных оболочек волокнистых элементов, мкм	1.84	2.21	2.02	4.80
Толщина оболочек лучевых клеток, мкм	1.75	2.02	1.84	3.15
Betula nana				
Ширина годичного кольца, мкм	77	429	244.4	28.75
Число сосудов на 1 мм^2 — всего	100	116	108.0	3.02
Число сосудов на 1 мм^2 — одиночных	18	27	21.8	8.06
Число сосудов на 1 мм^2 — сгруппированных	78	98	86.1	5.37
Тангентальный диаметр одиночных сосудов, мкм	16	38	24.4	24.12
Тангентальный диаметр сгруппированных сосудов, мкм	11	33	20.7	34.33

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Ксилотомические признаки	min	max	$x_{ср.}$	V, %
Радиальный диаметр одиночных сосудов, мкм	16	44	30.9	25.25
Радиальный диаметр сгруппированных сосудов, мкм	14	44	26.2	31.31
Удельный объем сосудов — общий, %	13	28	19.6	15.64
Удельный объем сосудов — одиночных, %	0	13	4.8	58.62
Удельный объем сосудов — сгруппированных, %	6	26	16.2	29.84
Удельный объем лучей — общий, %	16	23	19.0	7.57
Удельный объем лучей — однорядных, %	6	12	8.2	15.95
Удельный объем лучей — многорядных, %	9	14	10.8	9.00
Длина члеников сосудов, мкм	191	256	220.7	7.05
Длина волокнистых элементов, мкм	272	355	299.0	6.83
Длина паренхимного тяжа, мкм	191	223	208.2	3.99
Длина паренхимной клетки, мкм	49	82	60.2	11.16
Тангентальный диаметр волокнистых элементов, мкм	11	22	14.1	20.82
Радиальный диаметр волокнистых элементов, мкм	5.5	16	10.4	27.42
Число лучей на 1 мм — всего	32	38	33.8	4.17
Число лучей на 1 мм — однорядных	16	24	21.6	7.99
Число лучей на 1 мм — многорядных	8	16	12.2	14.00
Высота лучевой клетки, мкм	10	40	24	22.64
Ширина лучевой клетки, мкм	5	8	6.8	10.07
Толщина клеточных оболочек сосудов, мкм	1.66	1.84	1.76	2.77
Толщина клеточных оболочек волокнистых элементов, мкм	1.66	1.84	1.76	2.77
Толщина оболочек лучевых клеток, мкм	1.47	1.66	1.546	3.54
Duschekia fruticosa				
Ширина годичного кольца, мкм	77	209	129.6	18.49
Число сосудов на 1 мм^2 — всего	267	358	326.4	6.14
Число сосудов на 1 мм^2 — одиночных	44	98	67.2	15.51
Число сосудов на 1 мм^2 — сгруппированных	198	300	259.24	8.47
Тангентальный диаметр одиночных сосудов, мкм	16	33	25.3	19.25
Тангентальный диаметр сгруппированных сосудов, мкм	14	33	22.8	27.39
Радиальный диаметр одиночных сосудов, мкм	14	38	27	22.60
Радиальный диаметр сгруппированных сосудов, мкм	14	33	22.9	22.03
Удельный объем сосудов — общий, %	17	35	26.2	16.19
Удельный объем сосудов — одиночных, %	2	10	5.6	34.20
Удельный объем сосудов — сгруппированных, %	14	25	20.6	12.31
Удельный объем лучей — общий, %	12	20	16.2	9.83
Удельный объем лучей — однорядных, %	12	18	14.8	8.47
Удельный объем лучей — многорядных, %	0	7	1.4	117
Длина члеников сосудов, мкм	196	332	273.6	13.40
Длина волокнистых элементов, мкм	365	520	429	9.01
Длина паренхимного тяжа, мкм	316	360	339	2.84
Длина паренхимной клетки, мкм	44	93	65.4	16.07
Тангентальный диаметр волокнистых элементов, мкм	5.5	22	12.2	34.11
Радиальный диаметр волокнистых элементов, мкм	5.5	22	15.28	32.84
Число лучей на 1 мм — всего	16	22	19.6	6.17
Число лучей на 1 мм — однорядных	16	22	19.2	6.53
Число лучей на 1 мм — многорядных	0	2	0.4	117
Высота лучевой клетки, мкм	15	33	23.8	18.91
Ширина лучевой клетки, мкм	5	11	8.2	17.77
Толщина клеточных оболочек сосудов, мкм	1.47	1.66	1.584	2.91
Толщина клеточных оболочек волокнистых элементов, мкм	1.47	3.86	2.19	20.61
Толщина оболочек лучевых клеток, мкм	1.47	1.47	1.47	0.00

ний для каждого признака и включают x_{mim}, x_{max}, $x_{\text{ср.}}$ — минимальное, максимальное, среднее значения признаков, а также коэффициент вариации V (%). Мацерацию древесины проводили по методу М. В. Нехлюдовой (1992) путем кипячения небольших кусочков в течение 15—20 мин в слабом растворе азотной кислоты, что позволило свести к минимуму влияние обработки на тонкие клеточные оболочки. Описания анатомического строения и морфометрия элементов вторичной ксилемы выполнены по общепринятой методике (Яценко-Хмелевский, 1954; Metcalfe, Chalk, 1983). При их составлении использован словарь терминов, предложенный Международной ассоциацией анатомов древесины (Wheeler et al., 1989). При обозначении типов поровости радиальных и тангентальных стенок клеток лучей приняты термины, введенные Е. С. Чавчавадзе (1965, 1979), при определении формы члеников сосудов — термины, разработанные М. В. Нехлюдовой (1992), а также словарь, приведенный в «Атласе древесины и волокон...» (1992).

Результаты исследования

Дефинитивная ксилема изученных растений рассеянно-сосудистая (табл. I, *1*), состоит из члеников сосудов (13—36 %), сосудистых и волокнистых трахеид (род *Betula*), а также волокон с простыми порами — либриформа (*Duschekia*) — 46—65 %, клеток аксиальной (2—9) и лучевой (12—25 %) паренхимы. Слои прироста довольно отчетливые, их граница волнистая, образована 1—4 слоями тонкостенных или имеющих слегка утолщенные стенки (*Duschekia*) волокнистых элементов и клетками терминальной паренхимы, а также некоторым различием в диаметре сосудов ранней и поздней древесины. Нередко наблюдаются ложные годичные кольца (*B. nana*, *B. exilis*), в очень узких годичных кольцах по их ширине часто умещается лишь один слой просветов сосудов.

На поперечном срезе сосуды рисунка не образуют, одиночные, в группах и радиальных цепочках по 2—9(12) или более коротких — из 2—6 (*B. exilis*). В группы и цепочки сосудов часто входят широкопросветные неперфорированные трахеальные элементы, иногда такая цепочка тянется через несколько узких годичных слоев (табл. I, *1*). Кроме того, трахеиды нередко сами образуют длинные цепочки (род *Betula*). Очертания просветов сосудов угловатые, реже слабоугловатые, диаметры от очень малых до малых.

Чле́ники сосудов тонкостенные, удлиненно-волокновидные с короткими или средними клювиками (20—80 мкм), иногда без них. Перфорационные пластинки лестничные — с 5—30 перекладинами (табл. I, *2*), овальные с окаймлением или без него (*Betula*). В роде *Duschekia* перфорационные пластинки окаймлений не имеют. Перфорации расположены на боковых радиальных или сильно скошенных поперечных стенках, перекладины тонкие, с частыми бифуркациями (табл. I, *3*). Межсосудистая поровость обильная точечная нескольких типов: супротивная, смешанная, очередная (род *Duschekia* — табл. I, *4*), обычно только очередная (*Betula* — табл. I, *6*); очень редко помимо очередной наблюдается смешанная поровость (*B. exilis*). Поры покрывают всю стенку членика сосуда и расположены сомкнуто, иногда сближенно (тангентальные стенки). Окаймления пор овальные или полигональные, реже округлые (род *Duschekia*); апертуры чаще всего располагаются горизонтально, довольно узкие овальные включенные, обычно доходят до границ окаймления; имеются слившиеся поры — по 2—3 (*Duschekia*). По ширине радиальной стенки размещается 3—12, тангентальной — 1—10 пор.

Между волокнистыми трахеидами и волокнами с простыми порами наблюдаются многочисленные переходы. Толщина стенок волокнистых элементов — 1.5—2.2(2.8) мкм; в утолщенных волокнах поздней древесины *D. fruticosa* — до 3.9 мкм. Поровость на стенках сосудистых трахеид идентична поровости стенок узких сосудов, по ширине которых размещается 1—3 поры. Стенки волокнистых трахеид пористые, поры мелкие овальные, вытянутоовальные, редко щелевидные (*B. nana*, *B. exilis*) иногда овальные и округлые (*B. divaricata*, *D. fruticosa*). Расположены свободно в один ряд или диффузно, реже сближенно (род *Betula*) — 1—2(3) по ширине стенки трехеиды. Отверстия пор косые, скрещивающиеся, вытянутоовальные. Окончания трахеид заостренные, реже штыкообразные и тупые. У волокон либриформа поры мельче, простые округлые или щелевидные, от редких до довольно многочисленных. В последнем случае они встречаются на утолщенных стенках волокон поздней зоны кольца прироста и расположены в 1—2 ряда. Окончания волокон заостренные, вильчатые, зазубренные.

Аксиальная паренхима апотрахеальная обильная (особенно у *B. nana*) или довольно скудная (*B. divaricata*), диффузная, терминальная и цепочечная из 2—3 клеток (род *Duschekia*) или 2—8 клеток (род *Betula*) в цепочке, а также ложновазицентрическая — 1—3 клетки, расположенные возле сосуда или группы сосудов с тангентальной стороны (такие клетки создают впечатление вазицентрической паренхимы с неполной обкладкой). Цепочки из клеток паренхимы могут тянуться от луча к лучу, образуя с ними сетку — сетчатая паренхима (*B. nana*). Количество аксиальной паренхимы часто находится в обратной зависимости от ширины слоя прироста. Паренхимный тяж состоит из 3—8 клеток, вытянутых вдоль оси; стенки клеток пористые, поры мелкие округлые свободные, расположены диффузно.

Лучи в числе от 13 до 38 на 1 мм, их высота 1—47 клеток, однорядные и реже многорядные (до 7 рядных), гетерогенные или слабогетерогенные с тенденцией к гомогенно-палисадным (табл. I, *5*, *7*). Встречаются сближенные, слившиеся, а также агрегатные лучи, которые для рода *Duschekia* обычны, а для рода *Betula* редки. На поперечном срезе однорядные лучи у́же крупных сосудов, при встрече с ними изгибаются, иногда как бы «ныряют», при переходе из слоя в слой не расширяются, нередко втягивают границу кольца прироста внутрь (род *Duschekia*). Многорядные лучи у́же или равны диаметру наиболее крупных сосудов, реже шире их (*B. exilis*), при переходе из слоя в слой расширяются, не изменяя линии границы годичного кольца (род *Betula*) или выгибая ее внутрь (род *Duschekia*). В тангентальном сечении узкие лучи, как правило, однорядные и частично двурядные с 1 (*Duschekia*), 1—3 двурядными слоями — таких участков в луче может быть несколько (*Betula*); чаще лучи низкие — 1—15 клеток высотой, реже более высокие — слившиеся. Многорядные лучи немногочисленны, веретеновидные с 1—4-слойными (*Betula*) или 1—8-слойными (*Duschekia*) однорядными окончаниями. В роде *Duschekia* веретеновидные лучи 2—4-рядные; в роде *Betula* — 2—5- (*B. nana*) или 2—7-рядные (*B. exilis*). Лучи могут быть исключительно однорядными (*B. divaricata*). Клетки лучей в тангентальном сечении разнообразной формы — овальные, удлиненно-овальные, линзовидные, прямоугольные, бочонковидные, их поперечные стенки обычно горизонтальные (*D. fruticosa*, *B. divaricata*) или горизонтальные и косогоризонтальные (*B. nana*, *B. exilis*).

В радиальном сечении гетерогенные лучи состоят из лежачих, квадратных, реже низкостоячих клеток, причем в одном ряду их форма может меняться за счет изменения длины, высота же остается постоянной, краевые ряды клеток гетерогенных лучей стоячие (табл. I, *7*). Слабогетерогенные лучи в своей средней части сложены лежачими клетками, длина которых в 2—3 раза превышает высоту, а также квадратными и короткостоячими клетками по краям; среди лежачих клеток изредка встречаются 1—2 квадратные клетки; часто в узких годичных кольцах в лучах наблюдаются гомогенно-палисадные участки. Сосудисто-лучевая поровость обильная супротивная, смешанная (род *Duschekia*) или исключительно очередная (род *Betula*); поры мелкие округлые, по высоте краевой клетки размещается от 5 до 15 пор. Лучи обычно контактные, лишь иногда отдельные лежачие клетки могут быть лишены пор (род *Betula*). Горизонтальные стенки лучевых клеток тонкие ровные пористые, поперечные стенки пористо-узелковые (*Betula*); реже встречаются клетки с утолщенными стенками и выемчатыми порами (*D. fruticosa*, *B. exilis*).

Сравнивая строение вторичной ксилемы в последовательных рядах слоев прироста изученных видов, можно выделить некоторые общие направления структурных изменений. Так, например, границы годичных колец по мере удаления от сердцевины становятся отчетливее. Значительный объем толстостенных элементов, входящих в состав первого годичного кольца (род *Duschekia* — табл. II, *1*), в последующем заметно сокращается. Меняются очертания и величина просветов сосудов — от довольно мелких угловатых, почти 4-угольных, похожих на неперфорированные элементы, к более крупным сосудам слабоугловатой формы (табл. II, *1*, *2*), что, по мнению И. А. Грудзинской (1992), связано с увеличением числа одновременно развивающихся почек в кроне. Наблюдаются некоторые перестройки в расположении сосудов: уменьшаются в числе и становятся короче их радиальные цепочки, число сгруппированных гнездами сосудов возрастает. Исчезают более примитивные лестнично-сетчатые (род *Betula*) и сетчатые (род *Duschekia*) перфорационные пластинки, характерные для ювенильной ксилемы, уменьшается число перекладин и бифуркаций в лестничных перфорациях. Для всех изученных видов характерно перемещение перфорационных пластинок, расположенных на боковых стенках, ближе к концам члеников сосудов и на скошенные поперечные стенки. Перфорации приобретают более четкие очертания или отделяются от пор свободной зоной (табл. II, *3*, *5*).

Переходная межсосудистая поровость, характерная для первых члеников сосудов ювенильной ксилемы, заменяется со временем точечной — супротивной, смешанной и очередной (табл. II, *3—5*). У всех рассмотренных видов увеличивается степень контакта между сосудами, расположение пор на их стенках становится более плотным. Однако специализированный тип сомкнутой очередной поровости в дефинитивной ксилеме северных берез не становится единственным, одновременно с ним присутствуют, как правило, смешанное и сближенное расположение пор. Размеры клювиков несколько уменьшаются, при этом длина самих члеников сосудов незначительно увеличивается или остается постоянной, варьируя в ту или другую сторону в сравнении со средней длиной паренхимного тяжа, которая достаточно стабильна; длина неперфорированных элементов только возрастает. Однако этот признак, как показало исследование, зависит в определенной степени от условий окружающей среды (Чавчавадзе, Сизоненко, 2002).

Вблизи сердцевины стебля встречаются трахеидоподобные сосуды и сосуды неправильной формы.

Темпы становления межсосудистой и сосудисто-лучевой поровости высокие: тот и другой признаки формируются в течение 1—2 первых лет жизни растения. Далее размеры пор стенок лучевых клеток несколько уменьшаются, а изменения в расположении их друг относительно друга сопряжены с изменениями в расположении пор между сосудами.

Так же быстро происходит замена гетерогенно-палисадного типа лучей со ступенчатым контуром, характерного для ювенильной ксилемы 1-го годичного кольца

(Сизоненко, 2000) гетерогенными и слабогетерогенными лучами, однако тенденция к палисадности сохраняется. Плотность лучей (т. е. число их на 1 мм) у изученных растений с годами уменьшается, рядность же изменяется по-разному. У березовых в процессе становления вторичной ксилемы присутствуют 3 варианта развития этого признака: при общем уменьшении плотности лучей у одних видов их рядность увеличивается (*B. exilis*), у других — уменьшается (*B. nana*), у третьих — остается постоянной (*D. fruticosa*, *B. divaricata*).

В изменении аксиальной паренхимы четкая корреляция с возрастом растений отсутствует, удельный объем ее может варьировать даже в различных участках годичного слоя и зависит, в основном, от погодных условий года. Тем не менее осевой паренхимы обычно больше в первом годичном кольце, затем ее объем уменьшается.

Обсуждение результатов

Для представителей березовых, изученных нами, характерен сравнительно ограниченный набор структурных признаков вторичной ксилемы, что связано, вероятно, с относительно невысоким эволюционным уровнем семейства.

Известно (Яценко-Хмелевский, 1948; Лебеденко, 1955; Вихров, 1959; Чавчавадзе, 1960, 1979; Carlquist, 1962, 1975, 1988; Сашина, 1964; Умаров, 1992; Косиченко, 1999), что в ювенильной ксилеме часто наблюдаются черты, которые отсутствуют в дефинитивной древесине тех же взрослых растений. Причем одни признаки, характерные для ювенильного строения, в дальнейшем не сохраняются, другие, преобразуясь от кольца к кольцу в радиальном направлении, достигают своего типичного выражения только через несколько лет. Темпы становления различных ксилотомических признаков неодинаковы и зависят от уровня специализации растения, его возраста, условий окружающей среды и функциональной значимости признака, что определяет их разновозрастность (гетеробатмию). Действительно, в дефинитивной древесине исследованных нами видов сем. *Betulaceae* наблюдаются признаки разной степени специализации: угловатая и округлая форма просветов сосудов, лестничные перфорационные пластинки с различным количеством перекладин (от 5 до 30), переходная и очередная межсосудистая поровость, гетерогенные, слабогетерогенные и гомогенно-палисадные лучи, диффузная, цепочечная и сетчатая апотрахеальная паренхима и т. д. Однако количество осевой паренхимы может изменяться в связи с погодными условиями года. Нестабильность этого признака в годичных слоях подтверждает мнение некоторых эволюционных морфологов (Яценко-Хмелевский, 1948, 1954, 1961; Чавчавадзе, 1966, 1979; Умаров, 1992, и др.) о том, что данная структура появилась в процессе эволюции древесины позднее других элементов и в более значительной мере подвержена влиянию экологических факторов. На это накладывается также большая вариабельность этого признака, обусловленная многими другими причинами (эксцентричностью ствола, жизненной формой и т. д.).

Вторичная ксилема 4 видов березовых характеризуется значительным сходством анатомического строения, затрудняющим их идентификацию. В связи с этим были привлечены количественные анатомические показатели (минимальные, максимальные и средние значения, коэффициент вариации). Анализ коэффициентов вариации 28 признаков выявил различный уровень их изменчивости. К наиболее константным ксилотомическим особенностям с уровнем вариации, не превышающим 16 %, относится подавляющая их часть (15—16 признаков) — число члеников сосудов на 1 мм^2 (всего, одиночных, сгруппированных), длина члеников сосудов, волокнистых элементов, паренхимного тяжа и паренхимной клетки, удельный объем лучей (общий и однорядных), число лучей на 1 мм (всего и однорядных), ширина лучевой клетки (исключение *D. fruticosa*), толщина клеточных оболочек сосудов, лучевых клеток и волокнистых элементов (исключение — *D. fruticosa*). Признаки с относительно высоким уровнем варьирования 17—40 % также многочисленны — (10—11 признаков): ширина годичного кольца, диаметр сосудов (тангентальный и радиальный), удельный объем сосудов (общий, сгруппированных и одиночных, исключение *B. nana*), диаметр волокнистых элементов (тангентальный и радиальный), высота лучевой клетки. Признаки с неустойчивым уровнем варьирования — от низкого до очень высокого: удельный объем одиночных сосудов (21—58 %), число многорядных лучей на 1 мм (от 14 % до 100 и выше).

Установленные различия в качественных и количественных показателях позволили построить ключ для определения изученных видов по ксилотомическим признакам, который в основном соответствует принятому в семействе делению (Miller, Cahow, 1989).

КСИЛОТОМИЧЕСКИЙ КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАННЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *BETULACEAE* НА КРАЙНЕМ СЕВЕРЕ РОССИИ

1. Механические элементы представлены сосудистыми и волокнистыми трахеидами, волокнами либриформа, перфорационные пластинки без окаймлений. В ювенильной ксилеме наряду с лестничными наблюдаются сетчатые перфорационные пластинки 2

— Волокна либриформа отсутствуют, перфорационные пластинки окаймленные или окаймлений не наблюдается, в ювенильной ксилеме типичные сетчатые перфорации отсутствуют . . . . 2(–)

2. Лестничные перфорационные пластинки с 12—28 перекладинами; межсосудистая поровость супротивная, иногда смешанная; сосудисто-лучевая поровость супротивная и очередная. В ювенильной ксилеме хорошо выражена поздняя зона — до 15 слоев радиально уплощенных элементов . . . . *Duschekia fruticosa*

— Межсосудистая поровость преимущественно очередная; сосудисто-лучевая поровость исключительно очередная. Все элементы вторичной ксилемы тонкостенные 3

3. Сосуды в ювенильной и дефинитивной ксилеме хорошо отличимы от волокнистых элементов . . . 4

— Сосуды в ювенильной ксилеме по форме и размерам трудно отличимы от окружающих их неперфорированных элементов . . . . 4(–)

4. Окаймленные поры на стенках волокнистых трахеид мелкие овальные, реже округлой формы, расположены преимущественно сближенно 5

— Поры на стенках волокнистых трахеид овальные или вытянутоовальные . . . . 5(–)

5. Лучи узкие 1—2-рядные 6

— Лучи узкие и широкие до 5—7-рядных . . . . 6(–)

6. Межсосудистая поровость в ювенильной ксилеме очередная и смешанная, в дефинитивной — исключительно очередная, поры мелкие; количество перекладин в лестничных перфорационных пластинках 10—30; оболочки волокнистых трахеид равны или толще оболочек члеников сосудов; аксиальная паренхима относительно скудная, паренхимная цепочка состоит из 2—3 клеток; стенки лучевых клеток тонкие пористые ровные . . . . *Betula divaricata*

— Стенки волокнистых трахеид равны или меньше по толщине стенок члеников сосудов, объем лучевой и тяжевой паренхимы составляет 24—26 % 7

7. Межсосудистая поровость в ювенильной и дефинитивной ксилеме только очередная; у первых члеников сосудов вторичной ксилемы помимо мелких пор, наблюдаются поры более крупные, вытянутоовальной формы; количество перекладин в лестничных перфорациях 10—22; аксиальная паренхима обильная — до 5—9 %, сетчатая, количество клеток в паренхимной цепочке достигает 8; стенки лучевых клеток очень тонкие и ровные, горизонтальные — гладкие, тангентальные — пористые . . . . *Betula nana*

— Межсосудистая поровость в ювенильной ксилеме смешанная и очередная, в дефинитивной — преимущественно очередная, поры мелкие; количество перекладин в лестничных перфорациях варьирует от 5 до 24; осевая паренхима от скудной до относительно обильной — до 3 %, паренхимная цепочка состоит из 2—4 клеток; стенки лучевых клеток как тонкие, так и утолщенные пористо-выемчатые, с узкими порами . . . . *Betula exilis*

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49410).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас древесины и волокон для бумаги / Под ред. Е. С. Чавчавадзе. М., 1992. 336 с.

Вихров В. Е. Диагностические признаки главнейших лесохозяйственных и лесопромышленных пород СССР. М., 1959. 132 с.

Глотов Н. В., Животовский Л. А., Хованов Н. В., Хромов-Борисов Н. Н. Биометрия. Л., 1982. 264 с.

Грудзинская И. А. Зависимость строения годичных колец древесины от развития побегов дуба // Физиология древесных растений. М., 1992. С. 246—271.

Корчагина И. А. Семейство березовые (*Betulaceae*) // Жизнь растений. М., 1980. Т. 5. Ч. 1. С. 311—324.

Косиченко Н. Е. Влияние генотипа — среды на формирование микроструктуры стебля и диагностика технических свойств, роста и устойчивости древесных растений. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Воронеж, 1999. 40 с.

Лебеденко Л. А. Онтогенез древесины корней и стволов некоторых представителей порядка букоцветных. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1955. 21 с.

Нехлюдова М. В. Сравнительно-анатомическое изучение древесин, используемых в целлюлозно-бумажной промышленности. Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1992. 224 с.

Сашина Г. С. Явления рекапитуляции в формировании древесины ели Шренка и влияние на них экологических условий // II Моск. совещ. по филогении растений. Тез. докл. М., 1964. С. 61—64.

Сизоненко О. Ю. Анатомические особенности вторичной ксилемы *Betula nana* L. (*Betulaceae*), произрастающей на северной границе ареала // Тез. VI Молодежн. конф. ботаников в Санкт-Петербурге. СПб., 1997. С. 65.

Сизоненко О. Ю. Сравнительно-анатомическое исследование вторичной ксилемы кустарников и кустарничков арктической флоры России. Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2000. 220 с.

Сизоненко О. Ю., Чавчавадзе Е. С. Анатомия вторичной ксилемы представителей рода *Salix* L. (*Salicaceae*) из северных районов России // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 6. С. 67—77.

Умаров М. У. Пути адаптации водопроводящей ткани древесно-кустарниковых растений к горным местообитаниям: Дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1992. 317 с.

Чавчавадзе Е. С. Анализ диагностических признаков древесины. Поры на полях перекреста некоторых таксодиевых // ДАН СССР М., 1960. Т. 138. № 5. С. 1235—1238.

Чавчавадзе Е. С. Морфология горизонтальных и тангентальных стенок клеток лучей хвойных. Номенклатура и классификация // Бот. журн. 1965. Т. 30. № 4. С. 558—563.

Чавчавадзе Е. С. Паренхима древесины хвойных, ее морфологические особенности и диагностическое значение. Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1966. 396 с.

Чавчавадзе Е. С. Древесина хвойных. Л., 1979. 192 с.

Чавчавадзе Е. С., Сизоненко О. Ю. Адаптация водопроводящей ткани кустарников и кустарничков к условиям Крайнего Севера // Матер. IX совещ. по филогении растений. М., 1996. С. 154—156.

Чавчавадзе Е. С., Сизоненко О. Ю. Некоторые аспекты формирования ксилемы арктических растений // Пробл. ботаники на рубеже XX—XXI вв. СПб., 1998. С. 90—91.

Чавчавадзе Е. С., Сизоненко О. Ю. Структурные особенности древесины кустарников и кустарничков арктической флоры России. СПб., 2002. 272 с.

Черепанов С. К. Сем. *Betulaceae* С. F. Gray // Арктическая флора СССР. М.; Л., 1966. Т. V. С. 119—138.

Яценко-Хмелевский А. А. Принципы систематики древесины // Тр. Бот. ин-та АН АрмССР. 1948. Т. 5. С. 5—155.

Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М., 1954. 337 с.

Яценко-Хмелевский А. А. Краткий курс анатомии растений. М., 1961. 283 с.

Carlquist S. A theory of paedomorphosis in dicotyledonous woods // Phytomorphology. 1962. Vol. 12. N 1. P. 30—45.

Carlquist S. Ecological strategies of xylem evolution. Berkeley, 1975. 260 p.

Carlquist S. Comparative wood anatomy: systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood. Berlin; etc. 1988. 436 p.

Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the Dicotyledons. Wood structure and conclusion of the general introduction. Oxford, 1983. Vol. 2. 297 p.

Miller R. B., Cahow E. Wood identification of commercially important North American species of birch (*Betula*) // IAWA Bull. 1989. Vol. 10. N 4. P. 364—373.

Takhtajan A. L. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 1500 p.

Wheeler E. A., Baas P., Gasson R. E. IAWEA list of microscopic features for hardwood identification // IAWA Bull. 1989. n. s. 10. P. 219—332.

SUMMARY

Adaptation of wood to the extremely severe environmental conditions of higher latitudes was studied on the example of 4 species with biomorphes «shrub» and «dwarf shrub» belonging to the genera *Betula* and *Duschekia* (incl. investigations of both juvenile and definitive structures). A complex of xylotomical characters characterizing a peculiarity of the secondary xylem of the plants with these biomorphes is revealed.

УДК 581.8 (582.751.4) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 12

© **А. А. Светлова, О. В. Яковлева**

СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ ВИДОВ НЕКОТОРЫХ СЕКЦИЙ РОДА *LINUM* (*LINACEAE*)

A. A. SVETLOVA, O. V. YAKOVLEVA. COMPARATIVE ANATOMY OF SEED COAT OF THE SPECIES FROM SOME SECTIONS OF THE GENUS *LINUM* (*LINACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: aas1980@mail.ru
Поступила 28.03.2006

Проведено изучение анатомии семенной кожуры 10 видов рода *Linum*, принадлежащих к 4 секциям: *Adenolinum*, *Dasylinum*, *Syllinum* и *Tubilinum*. Установлено, что виды разных секций различаются по форме и размерам слизепроизводящих клеток экзотесты, по толщине и конфигурации их наружной клеточной стенки, по числу слоев слизи и их локализации в этих клетках, а также по числу и конфигурации пор в клеточных стенках экзотегмена.

Ключевые слова: *Linum, Adenolinum*, *Dasylinum*, *Syllinum*, *Tubilinum*, анатомия семенной кожуры.

Традиционно в целях систематики видов рода *Linum* L. используется ряд макроморфологических признаков, таких как размер растения, наличие или отсутствие железок и волосков на листьях, чашелистиках и стебле, форма, длина и ширина чашелистиков, листьев, коробочек и семян, степень изогнутости цветоножек и плодоножек, наличие или отсутствие стерильных побегов. Как показало наше предварительное исследование, в большинстве случаев эти признаки характеризуются очень сильной изменчивостью. В результате этого только на них нельзя основываться при составлении характеристики и системы рода. Кроме того, имеются разногласия относительно объема рода *Linum*. Количество видов в этом роде колеблется, по мнению разных авторов, от 150 (Доброчаева, 1955) до 200 и выше (Егорова, 1996). К настоящему времени не полностью разработана система льнов и недостаточно выяснен вопрос эволюции видов этого рода. В связи с этим для изучения систематики рода *Linum* возникает необходимость привлечения дополнительных признаков.

Очень часто для исследования таких таксономически сложных групп, как род *Linum*, используют признаки анатомии семян и, в частности, семенной кожуры. Тем не менее у рода *Linum* признаки ультраскульптуры поверхности семян и анатомии семенной кожуры изучены недостаточно и для весьма небольшого числа видов. В роде *Linum* наиболее сложными в таксономическом отношении являются секции *Adenolinum* (Reichenb.) Juz., *Syllinum* Griseb. и *Dasylinum* (Planch.) Juz., а также вид *Linum nodiflorum* L., который в предыдущей статье (Светлова, 2006) был выделен в монотипную секцию *Tubilinum* Svetlova.

Целью настоящей работы было изучение анатомии семенной кожуры 10 представителей рода, относящихся к 4 вышеперечисленным секциям рода *Linum*.

Материалы и методы

Материалом для исследования служили сухие зрелые семена, взятые с гербарных образцов, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). Был исследован также материал, собранный во время экспедиций по Украине в июне—августе 2004 г., и семена с живых растений *Linum austriacum* L., *L. perenne* L. и *L. flavum* L., растущих на опытных участках Всероссийского института растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР) в г. Пушкине.

Приводим список образцов исследованных видов рода *Linum*.

Секция *Adenolinum*

L. austriacum L.: Харьковская губерния, Старобельский р-н, с. Закотное, меловое обнажение, 22 VI 1904, № 60в, Б. Кашменский; там же, Сумский уезд, Гребевиково, по склону в Братском лесу, 28 V 1906, № 348, Н. Андросов; Молдавская ССР, Оргеевский р-н, степной склон к р. Куне близ впадения в р. Реут, 28 VI 1949, № 356, А. Г. Борисова; окр. Уральска, Савушкины луга, 19 VI 1925, № 209, Т. И. Пояркова.

L. komarovii subsp. *boreale* (Juz.) N. V. Egorova: [Архангельская область], prov. Archangel, ad Ussam, пойма, 27 VII 1905, R. Pohle; Архангельская губерния, Печорский р-н, по р. Кось, VII 1909, А. В. Журавский и др.; Полярный Урал, бас. р. Войкара, вост. склон Урала к югу от перевала Лабагей, [без указания даты сбора], Б. Н. Городков; [Омская обл.], Полярный Урал, верхнее течение р. Соби, приток Оби, Елецкий путь, луг на берегу Соби, 27 VII 1924, № 458, Б. Н. Городков.

L. marschallianum Juz.: Крым, Алупка, Ай-Петри, горы, 28 VI 1914, № 392, И. И. Спрыгин; там же, Бабуган-Яйла, скалы и осыпи, 23 VII 1946, № 193, С. В. Юзепчук; там же, гора Роман-Кош (Бабуган-Яйла), 20 VII 1948, № 745, он же.

L. perenne L.: Смоленская губерния, ст. Чайчала, 15 VI 1900, Д. Янишевский; горы Башкирии, 12 VI [без указания года сбора], Fischer; Башкирия, Буздякский р-н, окр. с. Кайлы-Тюркеево, каменистые степи по р. Чермасан, 26 VII 1943, М. Котов; Саратовская губерния, окр. г. Хвалынска, меловые обнажения, окр. монастыря Черемшан, 8 VII 1920, № 703, К. Ю. Гросс.

L. squamulosum Rudolphi: Крым, Евпаторский р-н, крутой обрыв берега моря у урочища Джан-Гуль близ Терновой балки, 23 VI 1925, № 40, Е. Wulff; там же, Тарханкутский п-ов, 12 VI 1935, Н. Н. Дзен-Литовская.

Секция *Dasylinum*

L. hirsutum L.: Украина, Подольская губерния, около Окины, на степи, 28 VII 1807, А. Рогова; там же, Ольгопольский уезд, близ мыса Рашкова, 24 VI 1897, М. Доменский; Ворошиловградская обл., окр. пос. Белая Гора, на меловом склоне, 20 VII 1974, А. Дерипова.

Секция *Syllinum*

L. flavum L.: Украина, Черниговская губерния, заболоченный осиновый лес у ст. Мельни, 7 VI 1913, И. И. Спрыгин; там же, Путиловский р-н, с. Шепот, еловый лес, 20 VI 1954, М. И. Котов, Р. Теличко; Ленинградская обл., г. Пушкин, опытный участок, 8 IX 2005, А. А. Светлова.

L. ucranicum (Griseb. ex Planch.) Czern.: Воронежская губерния, Павловский уезд, от Гороховки до ст. Колитвы, В. А. Дубянский; Крым, Бабуган-Яйла, скалы и осыпи, 23 VII 1946, С. В. Юзепчук.

L. tauricum Willd.: Крым, Карасубазар, меловая скала Ак-Кая, 18 VI 1906, А. Юнге; там же, в степи близ Токая, 12 VI 1923, № 8, С. Дзевановский.

Секция *Tubilinum*

L. nodiflorum L.: Крым, выше Алупки, 400 м над ур. м., на склоне, 3 VII 1897, К. Гольде; Краснодарский край, окр. Новороссийска, [без указания даты сбора], С. В. Юзепчук.

Макроморфологию семян (форма и размеры) исследовали с помощью бинокулярной лупы МБС-2 и сканирующего электронного микроскопа (СЭМ). Размеры определяли у 10—15 семян каждого вида. Для исследования анатомического строения семенной кожуры льнов материал брали с 2—3 экземпляров каждого вида в количестве 8—10 зрелых семян с каждого экземпляра из разных коробочек. Исследование проводилось с помощью светового и электронного микроскопов. Семена фиксировали по общепринятой методике подготовки материала для его исследования в просвечивающем электронном микроскопе (Быкова, Яковлева, 1991; Яковлева, Кравцова, 1999; Яковлева и др., 2002). Для лучшего проникновения фиксатора семена прокалывали и выдерживали несколько суток в 3%-м растворе глутаральдегида. Постфиксацию проводили 2%-м раствором осмия в течение суток. Материал обезвоживали в серии растворов ацетона возрастающей концентрации (от 30 до 100 %). Для заливки использовали смесь эпона и аралдита. Полутонкие поперечные срезы семенной кожуры (толщиной 1 мкм) получали с помощью ультрамикротома Reichert и окрашивали их 1%-м раствором толуидинового синего на боратном буфере. Полутонкие срезы рассматривали под световым микроскопом Carl Zeiss Photomicroscope III. Фотографии препаратов сделаны с помощью цифровой фотокамеры Casio QV-2300UX. Ультратонкие срезы получали с помощью ультрамикротома Ultracut E (Reichert-Jung) и фотографировали с помощью трансмиссионного электронного микроскопа TESLA BS-500 (ТЭМ). При описании поперечных срезов семенной кожуры применялась терминология, использованная в 6-м томе сводки «Сравнительная анатомия семян» (2000), за единственным исключением: термин «слой поперечных клеток» мы обозначили «слоем паренхимных клеток».

Результаты и обсуждение

Размер семян изученных видов рода *Linum* колеблется от 2.5 до 5.0 мм дл. и от 2.0 до 3.0 мм шир. Форма семян обратнояйцевидная или эллипсоидальная, в поперечном сечении они овальные (виды секции *Dasylinum*), эллиптические (виды секций *Adenolinum* и *Syllinum*) или округло-трехгранные (*L. nodiflorum*, секция *Tubilinum*). Их окраска преимущественно темно-коричневая (виды секций *Adenolinum* и *Dasylinum*), реже — светло-коричневая (виды секций *Syllinum* и *Tubilinum*).

Как описывалось ранее (Светлова, 2005, 2006), ультраскульптура поверхности сухих семян у всех исследованных видов мелкосетчатая, образована изодиаметрическими полигональными клетками экзотесты. Все антиклинальные стенки этих клеток или немного приподняты (*L. perenne* и *L. komarovii* subsp. *boreale* из секции *Adenolinum*, *L. flavum* из секции *Syllinum*), отчего наружные периклинальные стенки вогнутые, или же не приподняты (большинство исследованных видов секций *Adenolinum* и *Syllinum*), вследствие чего наружные периклинальные стенки ровные или слегка выпуклые. При фиксации семян в глутаральдегиде слизепроизводящие клетки немного разбухают и на срезах выглядят несколько иначе, чем с поверхности. Так, например, по данным СЭМ все антиклинальные стенки клеток экзотесты *L. perenne*, *L. komarovii* subsp. *boreale* и *L. flavum* приподняты (Светлова, 2005, 2006), отчего наружные периклинальные стенки вогнутые, а на поперечных срезах этих же видов (табл. I, *1—3*) антиклинальные стенки не приподняты, а периклинальные выпуклые.

Как показали наши исследования, наружные периклинальные стенки клеток экзотесты *L. hirsutum* L. из секции *Dasylinum* ровные, но в отличие от всех изученных видов, по данным СЭМ, они мелкопористые (табл. II, *8*).

На поперечных срезах семенная кожура изученных видов имеет сходный план строения. Она является производным наружного и внутреннего интегументов (Boesewinkel и др., 2000), и в ней различаются теста и тегмен. Теста состоит из 2 слоев клеток: экзотесты (эпидермы) и эндотесты. В тегмене выделяются экзотегмен, эндотегмен (слой пигментных клеток) и слой облитерированых паренхимных клеток между ними.

Полученные нами данные согласуются с имеющимися в литературе (Хржановский и др., 1979; Boesewinkel, 1980; Boesewinkel и др., 2000), где рассмотрено строение 4 видов рода *Linum*: *L. usitatissimum* (3 подвида), *L. bienne* Mill., *L. angustifolium* Huds. и *L. perenne*. Из этого списка вид *L. perenne* изучен и нами.

Экзотеста на поперечных срезах представлена слизепроизводящими клетками, что было отмечено и вышеупомянутыми авторами. Слизепроизводящие клетки имеют прямоугольную, эллиптическую или округлую форму и в большей или меньшей степени вытянуты в тангенциальном направлении (табл. I, *1—5*), реже в радиальном (табл. I, *6*). Помимо отложений слизи в этих клетках сохраняются протопласты. При окраске толуидиновым синим в слизи на световом уровне можно различить 2 (табл. I, *3—6*; III, Б) или 3 слоя (табл. I, *1*; III, А), различающиеся по окраске: светло-розовый и темно-розовый. В ТЭМ темно-розовые слои более, а светло-розовые — менее электронно-плотные (табл. IV, *3*, *6*). Слои слизи в клетках экзотесты расположены как параллельно периклинальным стенкам (табл. I, *1*, *3*, *5*; III, А, Б), так и перпендикулярно, и параллельно периклинальным стенкам этих же клеток (табл. I, *6*; III, В). У *L. komarovii* subsp. *boreale* (табл. I, *2*) слоистость в слизи не выявлена.

Наружная клеточная стенка слизепроизводящих клеток у разных видов различается по толщине. У видов секции *Adenolinum* она колеблется в пределах от 0.6 до 1.1(4.5) мкм, а у видов секций *Syllinum*, *Dasylinum* и *Tubilinum* — от 0.9 до 2.14 мкм. Снаружи клеточная стенка покрыта тонкой кутикулой, а изнутри — более или менее ровная (табл. II, *2—4*) или имеет неровные очертания (табл. II, *1*, *5—7*; III, А—В). Выросты клеточной стенки у представителей разных секций имеют различную конфигурацию: они могут быть прямоугольными (табл. II, *1*; III, А; V, *1*) или фестончатыми (табл. II, *5—7*; III, Б, В). Фестончатые выросты расположены рыхло (табл. II, *5*, *6*; III, Б) или плотно (табл. II, *7*; III, В). Последние обнаружены только у *L. hirsutum*. На поперечном срезе этого вида наружная клеточная стенка имеет неровные очертания как с поверхности, так и изнутри клетки, и снаружи покрыта тонкой кутикулой (табл. II, *7*; III, В). Собственно клеточная стенка *L. hirsutum* представлена чередующимися широкими рыхлыми и более узкими плотными участками. При сопоставлении данных, полученных с помощью СЭМ и ТЭМ, оказалось, что в центре каждого рыхлого участка находится по одной ветвящейся в его толще поре. С поверхности видно, что отверстие поры слегка погружено и окружено светлым участком клеточной стенки в виде валика. Описываемые структуры соединены между собой темными узкими участками, которые видны с поверхности и на поперечных срезах (табл. II, *8*; III, Г).

Как правило, в зрелом семени наружные стенки клеток экзотесты разрываются, в результате чего слизь выходит наружу и покрывает все семя плотным слоем (для иллюстраций нами выбраны только целые клетки экзотесты). Тем не менее есть одно исключение. У *L. komarovii* subsp. *boreale* из секции *Adenolinum* наружные клеточные стенки не разрываются, а разбухают их наружные части (табл. I, *2*).

Антиклинальные стенки слизепроизводящих клеток тонкие. У *L. squamulosum* Rudolphi (табл. IV, *1*, *6*) и *L. hirsutum* они в области слизи мелкоскладчатые, а у *L. nodiflorum* — прямые и без складок (табл. IV, *2*).

У *L. ucranicum* и *L. tauricum* из секции *Syllinum* (табл. I, *4*; II, *4*) помимо вышеописанных слизепроизводящих клеток с двухслойным отложением слизи (1-й тип) спорадически встречаются крупные клетки округлой или эллиптической формы с темно-розовой, пенистой слизью без слоев (2-й тип). Эти 2 типа слизепроизводящих клеток также различаются по толщине и выростам наружной клеточной стенки. Так, у клеток 1-го типа (табл. II, *5*) клеточная стенка утолщенная и имеет рыхло расположенные фестончатые выросты, что в целом характерно для исследованных представителей секции *Syllinum*. Наружная клеточная стенка клеток 2-го типа с пенистой слизью в 2 раза толще, чем у клеток 1-го типа и выростов не несет (табл. II, *4*). Больше ни у одного из исследованных видов клеток 2-го типа в экзотесте не наблюдалось.

Протопласты слизепроизводящих клеток экзотесты смещены к внутренней периклинальной стенке этих клеток и окружены неравномерно утолщенной клеточной стенкой (табл. IV, *2*, *4—6*; III, А—В). Протопласт в большей или в меньшей степени вогнут в средней части и расширен в районе антиклинальных клеточных стенок. Клеточная стенка, окружающая протопласт, у большинства исследованных видов (табл. V, *4*) более толстая в месте соприкосновения со слизью и значительно более тонкая в зоне контакта с внутренней тангенциальной стенкой. У видов секции *Dasylinum* (табл. IV, *6*) разница в толщине стенки, ограничивающей протопласт, практически не заметна. У *L. flavum* из секции *Syllinum* (табл. IV, *5*) эти стенки имеют исчерченность, тогда как у всех остальных исследованных видов стенка исчерченности не имеет.

Эндотеста образована 1—2 рядами тонкостенных, в некоторых случаях облитерированных клеток, как правило, заполненных электронно-плотным веществом (табл. I, *1—6*; V, *3*). При небольших увеличениях светового микроскопа эндотеста практически не видна. Она обнаруживается только с помощью больших увеличений ТЭМ.

Следует отметить, что в описаниях строения тесты видов рода *Linum* имеются разногласия между литературными данными (Хржановский и др., 1979) и нашими. Поэтому для правильного понимания строения тесты считаем целесообразным еще раз кратко описать строение (отметить особенности) слизепроизводящих клеток. Наружные периклинальные клеточные стенки этих клеток покрыты тонкой кутикулой. Как правило, клеточные стенки изнутри имеют неровные очертания, которые в ряде случаев можно охарактеризовать как протуберанцы. Антиклинальные клеточные стенки тонкие и часто извитые. Слизь находится между наружной клеточной стенкой и протопластом. В слизи часто обнаруживается несколько слоев, которые различаются интенсивностью окраски (данные светового микроскопа) или электронной плотностью (данные ТЭМ). Протопласт отделен от слизи клеточной стенкой, характеризующейся разной толщиной: она наиболее толстая на границе со слизью и тонкая на границе с внутренней периклинальной клеточной стенкой. Эта клеточная стенка откладывается вокруг протопласта после прекращения им секреции слизи (Яковлева, 1990). Протопласт представлен тонким пристенным слоем цитоплазмы и вакуолью. Вакуоли электронно-прозрачные или заполнены электронно-плотным веществом.

При изучении литературных источников у нас сложилось впечатление, что при описании анатомического строения тесты (спермодермы) видов рода *Linum* протопласт слизепроизводящих клеток часто описывают как отдельный слой клеток и называют его эндотестой (Хржановский и др., 1979). Например, В. Г. Хржановский с соавт. говорят о «паренхимных клетках с опробковевшими стенками», которые находятся под клетками эпидермы (экзотесты). Наши данные показали, что этот слой есть не что иное, как протопласт слизепроизводящих клеток. В этом мы убедились, когда обнаружили слой смятых клеток под экзотестой. Этот слой состоит из тонкостенных облитерированных клеток, заметных только в ТЭМ. При подсчете слоев клеток в тесте, как с помощью светового микроскопа, так и с помощью ТЭМ, в любом случае получается 2 слоя клеток: экзотеста и эндотеста. Однако в первом случае дважды считаются слизепроизводящие клетки (отдельно слизь и протопласт, окруженный дополнительной клеточной стенкой), во втором случае — слизепроизводящие клетки и слой облитерированных клеток под ними.

Кроме того, в некоторых работах отмечается (Boesewinkel и др., 2000), что семенная кожура у видов рода *Linum* покрыта толстой кутикулой, а клеточная стенка, окружающая протопласт, кутинизирована (в этих работах говорится, что кутинизирована клеточная стенка эндотесты) (Netolitzky, 1926). Как уже было отмечено выше, кутикула на наружных клеточных стенках изученных нами видов тонкая (табл. II, *4*, *6*, *7*), а разную толщину имеют клеточные стенки слизепроизводящих клеток (табл. II, *1—6*). По нашему мнению, судя по ультратонкому строению клеточных стенок, окружающих протопласт слизепроизводящих клеток, они вполне могут быть кутинизированы. Однако для подтверждения этого факта требуются специальные исследования.

Экзотегмен у большинства изученных видов (табл. I, *1—3*, *5*) состоит из 1 слоя крупных клеток с утолщенными, пористыми, лигнифицированными стенками. Однако у *L. ucranicum* и *L. tauricum* из секции *Syllinum* (табл. I, *4*) он состоит из 1—2 нечетко выраженных слоев. У изученных видов эти клетки на поперечном срезе имеют эллиптическую форму, но у одних видов они вытянуты в радиальном, а у других — в тангенциальном направлении. Виды разных секций различаются по числу и конфигурации пор в клеточных стенках этих клеток. Поры могут быть прямыми или извилистыми (табл. V, *1—6*) с расширением на конце, обращенном к периферии клетки в районе срединной пластинки (табл. V, *1*, *3*), а также ветвистыми (как у *L. komarovii* subsp. *boreale*, секция *Adenolinum*, табл. V, *2*). У видов секции *Dasylinum* поры практически отсутствуют (табл. V, *5*). Сами утолщенные клеточные стенки экзотегмена могут иметь разную структуру: перекрестно-ламеллярную (табл. V, *1*, *4—6*) или гомогенную, почти однородную (табл. V, *2*, *3*).

Под экзотегменом у всех изученных видов расположен слой облитерированных паренхимных клеток. Последний, внутренний, слой семенной кожуры — это пигментный слой.

Как показало наше исследование, различия между видами разных секций наблюдаются в экзотесте и экзотегмене, в остальных рядах клеток различия не обнаружены.

Заключение

Результаты нашего исследования о строении семенной кожуры у 10 видов рода *Linum* подтвердили существующее деление на секции и, кроме того, позволили выделить набор признаков, характеризующих каждую секцию. К таким признакам относятся форма и размер слизепроизводящих клеток экзотесты, толщина и конфигурация их наружной стенки, число слоев слизи и их локализация в клетках, а также число и конфигурация пор в клеточных стенках экзотегмена.

Секция *Adenolinum*. На поперечных срезах 5 изученных видов характеризуются прямоугольными, вытянутыми в тангенциальном направлении слизепроизводящими клетками экзотесты, имеющими тонкую (0.6—1.1 мкм) наружную клеточную стенку с более или менее прямоугольными выростами, обращенными вовнутрь клетки; слизь образует 3 слоя, расположенные параллельно периклинальным клеточным стенкам. В клеточной стенке экзотегмена наблюдается незначительное число прямых пор. По всем вышеперечисленным признакам *L. komarovii* subsp. *boreale* отличается от исследованных видов этой секции. Он характеризуется более толстой наружной клеточной стенкой (4.5 мкм) без выростов вовнутрь клетки, в слизи отсутствуют слои. В экзотегмене наряду с прямыми встречаются и ветвящиеся поры с расширением на конце. Кроме того, в отличие от всех изученных в работе видов у *L. komarovii* subsp. *boreale* наружные клеточные стенки не разрываются, а разбухают. Этот вид требует дополнительного изучения для уточнения его систематического положения.

Секция *Syllinum*. Для 3 видов этой секции характерны более крупные прямоугольные или эллиптические слизепроизводящие клетки экзотесты, в большей или меньшей степени вытянутые в тангенциальном направлении с более толстой (0.9—1.4 мкм), чем у представителей предыдущей секции, наружной клеточной стенкой, имеющей со стороны полости клетки рыхло расположенные фестончатые выросты (кроме *L. flavum*); слизь образует 2 слоя, расположенные параллельно периклинальным клеточным стенкам. У *L. ucranicum* и *L. tauricum* в тесте обнаруживаются 2 типа слизепроизводящих клеток, а экзотегмен состоит из 1—2 нечетко выраженных слоев клеток. В клеточной стенке экзотегмена присутствует большое число прямых или извилистых пор без расширений.

Секция *Tubilinum*. Представитель этой секции *L. nodiflorum* характеризуется самыми крупными слизепроизводящими клетками экзотесты, вытянутыми в тангенциальном направлении, с более толстой (2.1 мкм) наружной периклинальной стенкой, имеющей со стороны полости клетки рыхло расположенные фестончатые выросты; слизь образует 2 слоя, расположенные параллельно периклинальным клеточным стенкам. Кроме того, все наружные периклинальные стенки слизепроизводящих клеток *L. nodiflorum* разрываются с одной и той же стороны, образуя рисунок, напоминающий чешуйки. Экзотегмен характеризуется незначительным числом извитых пор. По этим признакам *L. nodiflorum* отличается от исследованных представителей секции *Syllinum*, что еще раз подтверждает актуальность его выделения в отдельную секцию (Светлова, 2006).

Единственный изученный представитель секции *Dasylinum* — *L. hirsutum* — характеризуется сильно вытянутыми в радиальном направлении слизепроизводящими клетками экзотесты. Наружная клеточная стенка этого вида в отличие от всех изученных видов других секций пористая. С наружной и внутренней сторон клеточные стенки имеют неровные очертания. Каждая пора пронизывает рыхлые участки клеточной стенки и ветвится во внутренних их частях. Слизь образует 2 слоя, но в отличие от 3 вышеописанных секций эти слои расположены как перпендикулярно, так и параллельно их периклинальным стенкам. В клеточной стенке экзотегмена поры практически отсутствуют.

Обнаруженные анатомические различия в строении семян между представителями 4 секций подтверждаются и с помощью других методов. Так, различия выявлены и при анализе кариологических данных. Для секции *Adenolinum* (*L. austriacum*) приведено 18 хромосом в диплоидном наборе (Muravenko et al., 2004), а для *Dasylinum* — 16 (Большова и др., 2005). В работе И. В. Носовой с соавт. (2005) отмечено, что кариотип *L. nodiflorum* (секция *Tubilinum*), который выделен из секции *Syllinum* (Светлова, 2006), отличается от кариотипов *L. flavum* и *L. capitatum* Kit. ex Schultes, относящихся к этой секции. Последние 2 вида имеют по 28 хромосом и еще 1—3 добавочные В-хромосомы. Авторы отмечают, что у льнов В-хромосомы найдены впервые у этих двух видов. У *L. nodiflorum* 2n = 26, а В-хромосомы не обнаружены. У представителей 2 других секций эти хромосомы также не найдены.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность Т. В. Егоровой за большую помощь при проведении исследования, А. Е. Васильеву и М. А. Плиско за ценные замечания и консультации при написании данной статьи, а также Л. А. Карцевой за помощь в работе со сканирующим электронным микроскопом.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-49417).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большова Н. Л., Семенова О. Ю., Муравенко О. В., Носова И. В., Попов К. В., Зеленин А. В. Локализация теломерных последовательностей в хромосомах двух видов льна // Биологические мембраны. 2005. Т. 22. № 3. С. 227—231.

Быкова О. П., Яковлева О. В. Слизевые клетки листа некоторых представителей рода *Alcea* L. // Раст. ресурсы. 1991. Т. 27. Вып. 2. С. 82—90.

Доброчаева Д. Н. Родина льонові — *Linaceae* Dum. // Флора УРСР. Киев, 1955. Т. 7. С. 46—76.

Егорова Т. В. Сем. *Linaceae* DC. ex S. F. Gray — льновые // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 346—361.

Boesewinkel F. D., Bouman F., Немирович-Данченко Е. Н. Семейство *Linaceae* // Сравнительная анатомия семян (*Brunelliaceae—Tremandraceae*). СПб., 2000. Т. 6. С. 10—13.

Носова И. В., Семенова О. Ю., Саматадзе Т. Е. и др. Исследование структуры кариотипа и картирование рибосомных генов на хромосомах дикорастущих видов рода *Linum* с помощью флуоресцентной гибридизации *in situ* // Биологические мембраны. 2005. Т. 22. № 3. С. 244—248.

Светлова А. А. Систематика видов секции *Adenolinum* рода *Linum* (*Linaceae*) флоры Восточной Европы // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 7. С. 1076—1087.

Светлова А. А. Новая секция рода *Linum* (*Linaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 2. С. 308—313.

Сравнительная анатомия семян. СПб., 2000. Т. 6. 455 с.

Хржановский В. Г., Пономаренко С. Ф., Догузашвили В. А. К вопросу о происхождении и эволюции рода *Linum* L. сем. *Linaceae* // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1979. № 5. С. 696—713.

Яковлева О. В. Формирование слизевых клеток эпидермы листа двудольных растений (данные электронной микроскопии) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1400—1408.

Яковлева О. В., Кравцова Т. И. Ультраструктура клеток перикарпия *Urtica dioica* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 33—41.

Яковлева О. В., Коробков А. А., Бойко Э. В. Строение слизесодержащих клеток в перикарпии семянок некоторых видов *Artemisia* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 1—9.

Boesewinkel F. D. Development of ovule and testa of *Linum usitatissimum* L. // Acta Bot. Neerl. 1980. Vol. 29. N 1. P. 17—32.

Muravenko O. V., Lemesh V. A., Samatadze T. E. et al. Chromosomal localisation of 5S and 45S ribosomalDNA in species *Linum* L. section *Linum* (syn = *Protolinum* and *Adenolinum*) // Russ. Journ. Genetics. 2004. Vol. 40. N 2. P. 256—260.

Netolitzky F. Anatomie der Angiospermen-Samen // Handb. Pflanzenanat. Berlin, 1926. Bd 10. 364 S.

SUMMARY

Study of the seed coat anatomy was carried out for 10 species of the genus *Linum* from the sections *Adenolinum*, *Syllinum*, *Dasylinum* and *Tubilinum*. It has been shown that the studied species are distinguished by shape and size of mucilage cells of exotesta, thickness and configuration of their external cell wall, number of mucilage layers and their localization in the cells of exotesta, and also by the number and configuration of pores in cell walls of exotegmen.

УДК 581.8 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 12

© Е. А. Мирославов, Н. К. Котеева, Н. В. Ходорова

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СТРУКТУРЫ КЛЕТОК ЭПИТЕЛИЯ ЩИТКА ЯРОВИЗИРОВАННЫХ И НЕ ЯРОВИЗИРОВАННЫХ ЗЕРНОВОК ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ (*TRITICUM AESTIVUM*) В ПРОЦЕССЕ ИХ ПРОРАСТАНИЯ

E. A. MIROSLAVOV, N. K. KOTEYEVA, N. V. KHODOROVA.
COMPARATIVE DESCRIPTION OF THE STRUCTURE OF SCUTELLAR EPITHELIUM CELLS IN VERNALIZED AND NON-VERNALIZED CARYOPSES OF WINTER WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM*) DURING THEIR GERMINATION

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: miroslavov@mail.ru

Поступила 26.12.2005
Окончательный вариант получен 13.06.2006

Проведено сравнительное изучение строения клеток эпителия щитка яровизированных и не яровизированных зерновок озимой пшеницы (*Triticum aestivum*) в процессе их прорастания. Во время прорастания зерновки в условиях низких температур клетки эпителия значительно увеличиваются в размерах и вакуолизируются, оболочки становятся более плотными. Около плазмалеммы у них формируются мультивезикулярные тельца, и выявляются пузырьки с электронно-плотными включениями. Некоторые цистерны ГЭР теряют рибосомы. Полости таких цистерн расширяются и в них накапливается электронно-плотное вещество. У пластид иногда образуются обкладки из цистерн ГЭР. В клетках эпителия не яровизированных зерновок такие структуры не формируются. Обсуждается возможная роль описанных признаков.

Ключевые слова: зерновка, эпителий, *Triticum aestivum*.

Структура зародыша зерновок яровой пшеницы, в том числе и эпителия щитка, в процессе их прорастания изучены достаточно хорошо и на световом, и на электронно-микроскопическом уровне (Nieuwdorp, Buys, 1964; Swift, O'Brien, 1970; Swift, O'Brien, 1972; Батыгина, 1987; Щипарев, 1997). Однако исследований прорастающих зерновок озимых злаков еще не проводилось. Вместе с тем работы такого плана представляют большой интерес, поскольку в какой-то мере позволяют выявить структурные основы определенных этапов индивидуального развития озимых видов.

Материал и методика

В качестве объекта исследования взяты клетки эпителия щитка озимой формы *Triticum aestivum*, сорт Мироновская 808. Зерновки замачивали при температуре 18—20 °С в течение 24 ч. Данную фазу мы называем фазой набухания. Затем часть зерновок переносили в камеру с температурой 2—3 °С, часть была оставлена в тепле (18—20 °С). Для исследования взяты зерновки, находящиеся в тепле в течение 3 и 5 сут и на холоде — 20 и 28 сут (фаза прорастания). В эти сроки длина колеоптилей и в тепле, и на холоде соответственно равнялась 0.6 и 1.0 см. Образцы фиксировали в смеси 2.5%-го раствора параформальдегида (Serva, Германия) и 2%-го раствора глутаральдегида (Serva, Германия) на 0.1 М фосфатном буфере (pH = 7.4), затем промывали в этом же буфере в течение 1 ч и постфиксировали в 2%-м растворе OsO_4 на том же буфере в течение 12 ч при температуре 4 °С. После осмиевой фиксации образцы промывали в серии спиртов, затем в абсолютном ацетоне и заливали в эпоксидную смесь аралдит М-эпон 812 (Fluka, Швейцария). Срезы изготавливали на ультратоме Ultracut E (Reichert, Германия). Полутонкие срезы окрашивали в растворе 1%-го толуидинового синего. Ультратонкие срезы контрастировали 3.5%-м раствором уранилацетата на ацетатном буфере и цитратом свинца по E. S. Reynolds (1967), просматривали и фотографировали на электронном микроскопе Hitachi-H600 (Япония). Парциальный объем крахмальных зерен определяли с помощью сетки случайного шага по методу С. Б. Стефанова (1974). Диаметр трубочек и просвета тилакоидов, а также расстояние между ними определяли на переведенных в цифровую форму микрофотографиях с использованием компьютерной программы анализа изображения ImageTool (UTHSCSA).

Результаты

Фаза набухания. Эпителий щитка представляет собой один слой сильно вытянутых клеток (рис. 1, *1*). В сухой зерновке их длина составляет 34.08 ± 1.08, ширина — 10.43 ± 0.39 мкм. В замоченной в течение 24 ч — 39.82 ± 2.88 и 9.55 ± ± 0.22 мкм соответственно. Ядра клеток крупные, сильно вытянутые. На срезе выявляется до трех ядрышек (рис. 1, *1*). Пластиды представлены мелкими лейкопластами, не имеющими крахмальных зерен (рис. 1, *2*). Тилакоидная система слабо развита. Митохондрии многочисленные, округлые или слегка вытянутые (рис. 1, *2*). Эндоплазматический ретикулум (ЭР) представлен гранулярной формой. Его цистерны часто образуют скопления (рис. 1, *3*). Аппарат Гольджи развит слабо. Диктиосомы выявляются очень редко. Плазмалемма довольно ровная (рис. 1, *5*), имеет лишь небольшие складки. По всему срезу клетки располагаются многочисленные липидные капли. Около оболочки их особенно много. Здесь они, как правило, практически прилегают друг к другу (рис. 1, *5*). Вакуолизация слабая. Выявляются лишь мелкие единичные вакуоли (рис. 1, *1*, *4*).

Фаза прорастания. *Тепло (18—20 °С). Длина колеоптиля 0.6 см. 3 сут проращивания.* При описании структуры клеток в данном случае и далее основное внимание будет обращено на особенности строения клеток, по которым они отличаются от клеток предыдущего срока взятия проб.

Размер клеток несколько увеличивается: длина — 49.17 ± 0.44, ширина — 9.93 ± 0.22 мкм. В структуре клеток выявляются лишь незначительные отличия. В лейкопластах формируются довольно крупные крахмальные зерна (рис. 2, *1*). Их парциальный объем составляет 74.2 ± 3.1 %. Складчатость плазмалеммы становится более выраженной (рис. 2, *2*). Тяготение липидных капель к оболочке снижается (рис. 2, *2*).

Длина колеоптиля 1.0 см. 5 сут проращивания. Длина продольной оси клетки продолжает увеличиваться: длина составляет 52.85 ± 0.25, ширина — 10.12 ± ± 0.98 мкм. В строме пластид выявляется довольно много крахмальных зерен (рис. 2, *3*). Их парциальный объем составляет 78.0 ± 3.2 %. Зерна имеют несколько повышенную плотность только по периферии (рис. 2, *3*). Часть белковых вакуолей приобретает амебоидную форму (рис. 2, *4*) и немного увеличивается в размерах. Между клетками эпителия возникают межклетники (рис. 2, *5*). Наибольших размеров они достигают у апикальной части клеток, т. е. у части, прилегающей к эндосперму.

Холод (2—3 °С). Длина колеоптиля 0.6 см. 20 сут проращивания. Клетки сильно вытянуты. Длина их продольной оси составляет 74.59 ± 4.07, поперечной — 9.94 ± 0.14 мкм. Пластиды имеют слабо развитую систему тилакоидов и крупные крахмальные зерна (рис. 3, *1*). Иногда у пластид выявляются обкладки из ГЭР

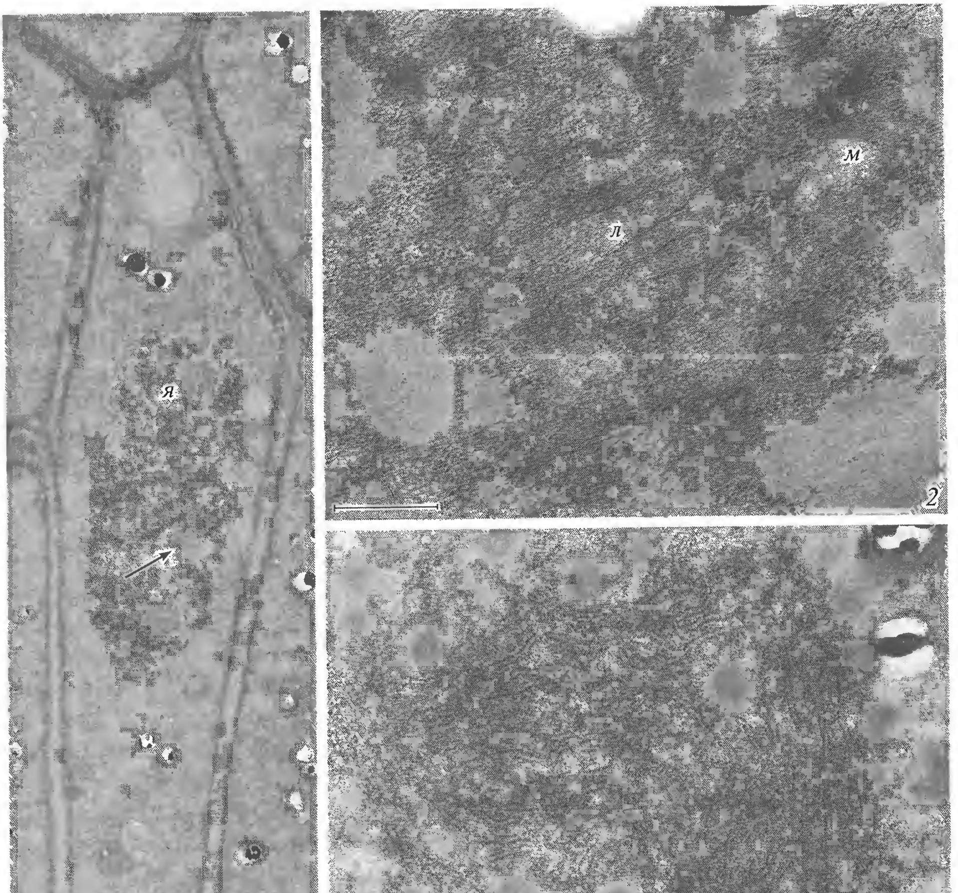


Рис. 1. Общий вид и фрагменты клетки эпителия *Triticum aestivum*.

24 ч замачивания при комнатной температуре (18—20 °C). *1* — общий вид клетки (стрелкой показано ядрышко), *2* — лейкопласт и другие органеллы, *3* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *4* — белковые вакуоли, *5* — оболочка клетки и липидные капли (стрелкой показана плазмалемма). *б в* — белковая вакуоль, *л* — лейкопласт, *л к* — липидная капля, *м* — митохондрия, *о к* — оболочка клетки, *я* — ядро. Масштабные линейки, мкм: *1*, *5* — 5; *2* — 0.5, *3*, *4* — 1.

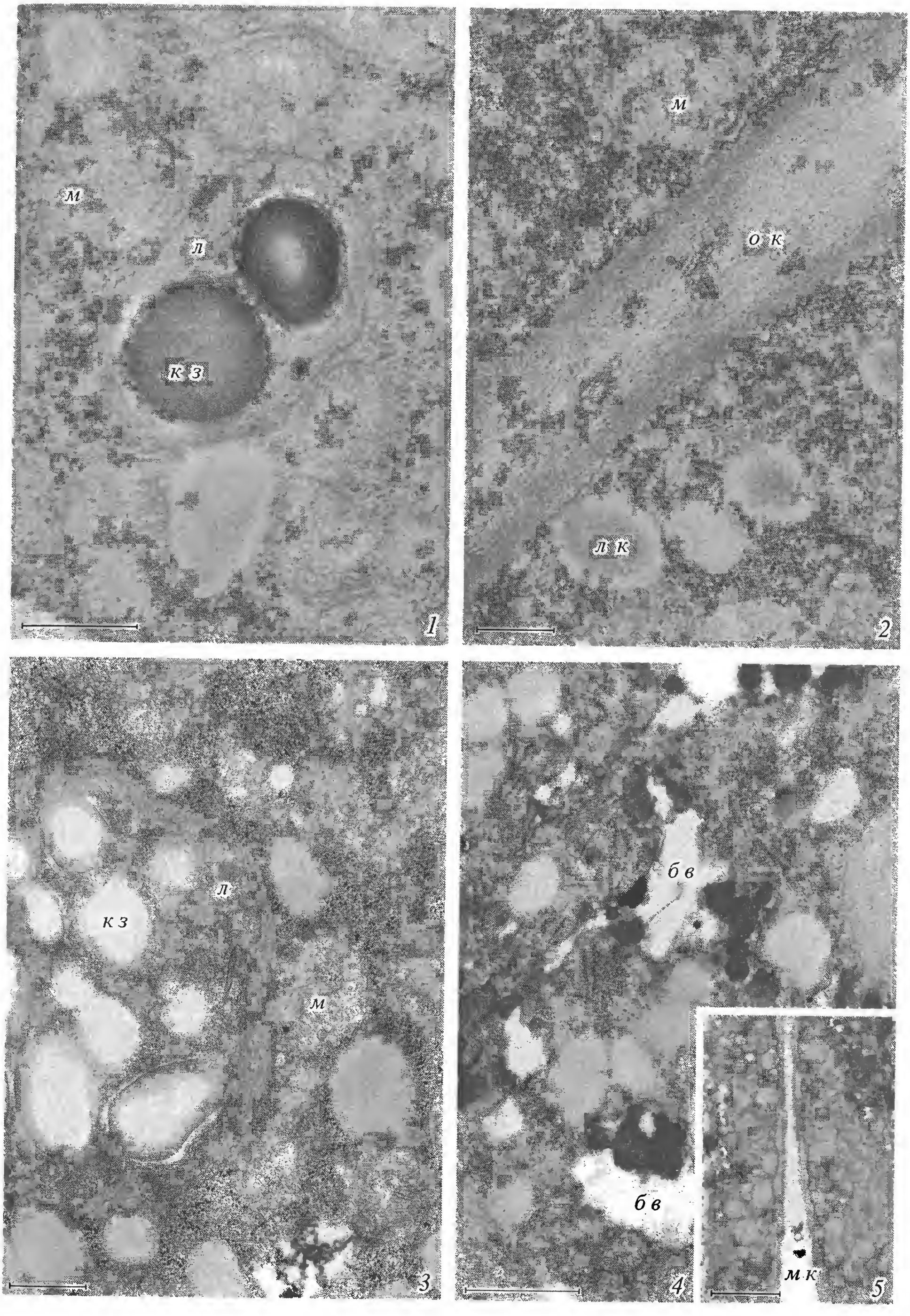


Рис. 2. Фрагменты клетки эпителия *T. aestivum*.

1, *2* — длина колеоптиля 0.6 см, проращивание в тепле (18—20 °С) 3 сут. *3*—*5* — длина колеоптиля 1.0 см, проращивание в тепле (18—20 °С) 5сут. *1* — лейкопласт, митохондрии, *2* — оболочка клетки, *3* — лейкопласт и другие органеллы, *4* — белковые вакуоли, *5* — фрагменты двух клеток. *к з* — крахмальное зерно, *мк* — межклетник, остальные обозначения, как на рис. 1. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2*, *3* — 0.5; *4* — 1, *5* — 2.5.

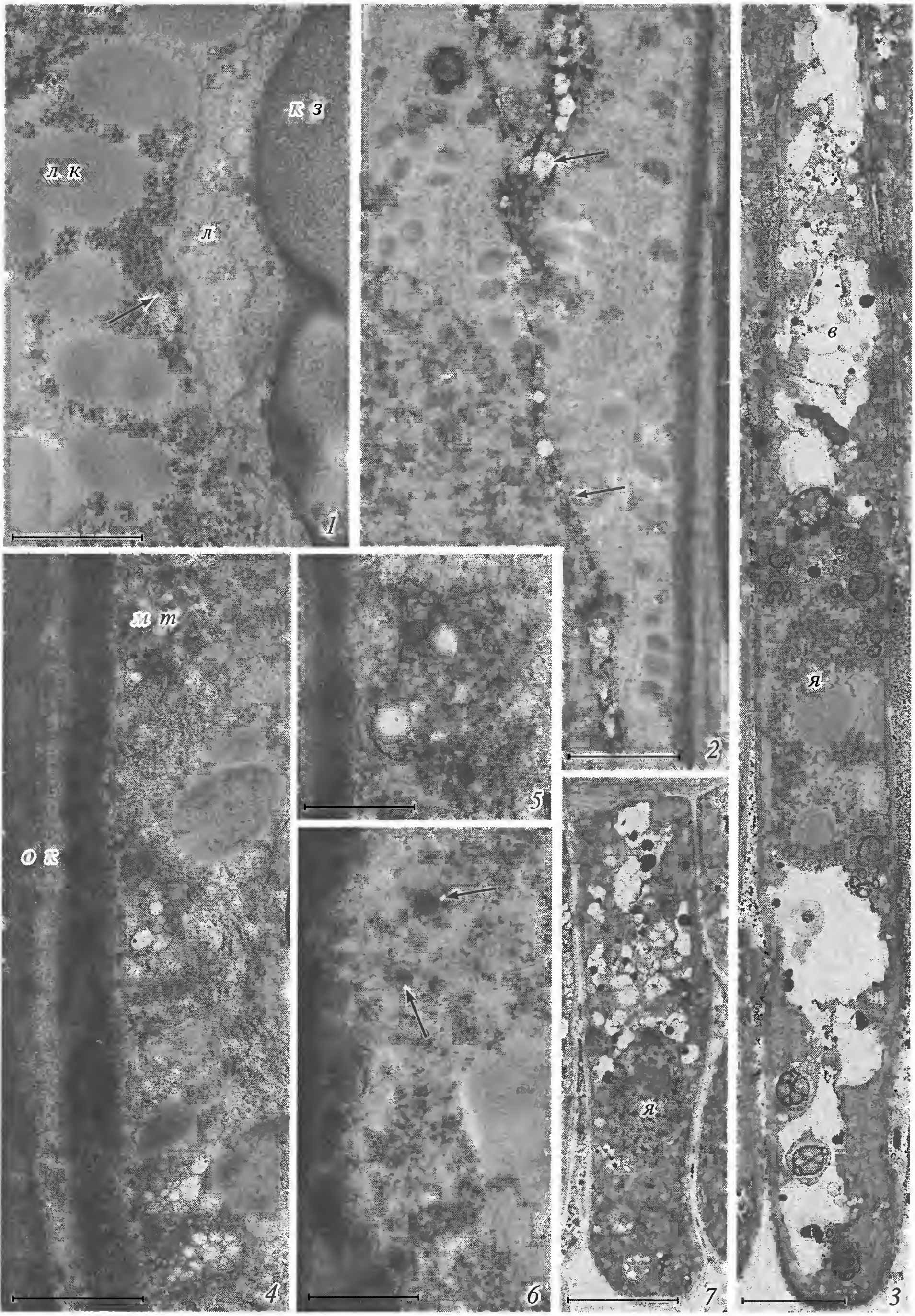


Рис. 3. Фрагменты и общий вид клеток эпителия *T. aestivum*.

1, *2*, *4*—*6* — длина колеоптиля 0.6 см, проращивание в холоде (2—3 °С) 20 сут. *1* — амилопласт (стрелкой показана обкладка ГЭР); *2* — эндоплазматический ретикулум (стрелкой показаны расширения цистерн ЭР с находящимися в них электронно-плотными веществами); *4* — оболочка клетки и мультивезикулярные тельца; *5* — мультивезикулярное тельце; *6* — фрагмент клетки (стрелками показаны пузырьки с электронно-плотными включениями); *7* — длина колеоптиля 1.0 см, проращивание в тепле (18—20 °С) 5 сут, общий вид клетки; *3* — длина колеоптиля 1.0 см, проращивание в холоде (2—3 °С) 28 сут, общий вид клетки. *в* — вакуоль, *м т* — мультивезикулярное тельце. Остальные обозначения, как на рис. 1, 2. Масштабные линейки, мкм: *1*, *5*, *6* — 0.5; *2* — 2.5; *3*, *7* — 10; *4* — 1.

(рис. 3, *1*, показано стрелкой). На мембране, обращенной к оболочке пластиды, рибосомы отсутствуют. Следовательно, такое положение цистерн не случайно. Здесь существует функциональная интеграция пластиды и ретикулума. В полостях некоторых цистерн ретикулума, не прилегающих к пластидам, иногда выявляется электронно-плотное вещество (рис. 3, *2*). В этих случаях мембраны ретикулума лишены рибосом, а полость цистерн ретикулума расширена (рис. 3, *2*). По всей вероятности, таким путем происходит образование вакуолей. Данные вакуоли сильно вытянуты и содержат электронно-плотное вещество (рис. 3, *2*). Их не всегда можно отличить от белковых вакуолей. Все зависит от того, как прошел срез. Если он пройдет поперек вытянутой вакуоли, картина получается практически одинаковой. Плазмалемма образует многочисленные складки. Около нее выявляются мультивезикулярные тельца (рис. 3, *4*, *5*). Пузырьки значительно различаются по размерам и плотности содержимого. Наиболее крупные обычно электронно-прозрачные. Содержимое мелких, как правило, в той или иной степени уплотнено (рис. 3, *4*). В непосредственной близости от мультивезикулярных телец не редко выявляются скопления цистерн ГЭР. Около плазмалеммы часто встречаются и отдельные пузырьки, имеющие внутри очень плотное округлое включение (рис. 3, *6*). Иногда удается обнаружить непосредственную связь мембран таких пузырьков с плазмалеммой. Оболочки клеток электронно-плотные (рис. 3, *4*, *5*).

Длина колеоптиля 1.0 см. 28 сут проращивания. Длина продольной оси клеток составляет 120.60 ± 0.34, поперечной — 11.83 ± 0.34 мкм. Клетки сильно вакуолизированы (рис. 3, *3*). В этом и состоит основное отличие клеток данного срока фиксации от предыдущего (рис. 3, *3*, *7*).

Обсуждение

В строении клеток эпителия щитка не яровизированных и подвергнутых охлаждению зерновок озимой пшеницы, находящихся на сопоставимых этапах их прорастания (определенных по длине колеоптиля), обнаруживаются существенные различия. У яровизированных зерновок клетки эпителия значительно крупнее и вакуолизированы они гораздо сильнее, чем у не яровизированных. У первых при разрастании клеток формируются и более крупные межклетники. Увеличение размеров клеток и межклетников в процессе прорастания зерновок наблюдается и у яровой формы *Triticum aestivum* (Swift, O'Brien, 1972). Предполагается, что происходящее при росте внедрение клеток эпителия в эндосперм способствует активации процессов транспорта различных веществ. Очевидно, что такое объяснение справедливо и для клеток эпителия яровизированных зерновок. Здесь, однако, следует обратить внимание на такое обстоятельство. Разрастанию клеток эпителия озимой пшеницы способствует пониженная температура.

Резкие различия выявляются и в электронной плотности клеточных оболочек «холодного» и «теплого» вариантов. При пониженных температурах оболочки становятся электронно-плотными. В тепле плотность оболочек остается почти такой же низкой, как и в контроле, т. е. при 24 ч замачивания зерновок. Природа электронно-плотного вещества не известна. Вместе с тем имеются сведения, позволяющие обсуждать этот сложный вопрос. Как известно, клетки эпителия, как и клетки алейронового слоя, принимают участие в биосинтезе и секреции ферментов, осуществляющих гидролиз не только крахмальных зерен, но и оболочек клеток. С помощью гистохимических реакций было показано, что оболочка клеток алейронового слоя содержит соединения феруловой кислоты и углеводов, которые могут ингибировать активность различных ферментов, а следовательно, и препятствовать гидролизу не только крахмальных зерен, но и клеточных оболочек эндосперма (Fulcher et al., 1972). Наличие указанных веществ, вероятно, обусловливает плотность оболочек (Swift, O'Brien, 1972). Не исключено, что и у озимой пшеницы пониженная температура способствует повышению электронной плотности оболочек клеток эпителия щитка при яровизации зерновок. Как известно, охлаждение луковиц тюльпана активизирует процессы биосинтеза амилазы (Lambrechts et al., 1994) и, вероятно, других ферментов. Если это справедливо для эндосперма яровизированных зерновок озимой пшеницы, то увеличение содержания феруловой кислоты и связанное с этим повышение плотности оболочки клеток эпителия является логичным.

Существенные различия выявляются и в структуре цитоплазмы. Плазмалемма клеток «холодного» варианта образует многочисленные глубокие складки. Около нее часто встречаются мультивезикулярные тельца. Выявляются и отдельные пузырьки, в центре которых находится округлое электронно-плотное включение. У клеток не яровизированных зерновок складчатость плазмалеммы выражена гораздо меньше. Мультивезикулярные тельца и отдельные пузырьки с электронно-плотным содержимым практически отсутствуют. Данные различия свидетельствуют о более высокой секреторной активности клеток «холодного» варианта (Васильев, 1977).

Как известно, одной из наиболее важных функций эпителия является секреция и поглощение веществ из эндосперма. Очевидно, что указанные признаки играют заметную роль в этом плане, способствуя усилению транспорта веществ между клетками эпителия и эндосперма.

В клетках эпителия охлажденных зерновок встречаются пластиды, имеющие обкладки из ГЭР. Мембрана цистерны, обращенная к пластиде, лишена рибосом. Такие пластиды являются характерной чертой терпеноидогенных клеток (Васильев, 1977). К этой категории веществ относится и гиббереллин. Не исключено, что описанные пластиды принимают участие в биосинтезе данного гормона. Это предположение согласуется с данными физиологов. Показано, что биосинтез гиббереллина осуществляется в зародыше (Jones, Price, 1970; Jacobsen, Chander, 1988) и особенно в клетках эпителия (Kaneko et al., 2003). Пониженная температура способствует повышению уровня его содержания при яровизации озимых растений (Полевой, 1982). Гиббереллин играет важную роль в процессах роста стебля (Полевой, 1982) и цветения (Чайлахян, 1958).

Таким образом, в процессе прорастания зерновки озимой пшеницы под влиянием пониженных температур формируется целый ряд структурных признаков, необходимых для прохождения определенных этапов индивидуального развития растения.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49494).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батыгина Т. Б. Хлебное зерно: Атлас. Л., 1987. 103 с.

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 207 с.

Полевой В. В. Фитогормоны. Л., 1982. 499 с.

Стефанов С. Б. Морфометрическая сетка случайного шага как средство ускоренного измерения элементов морфогенеза // Цитология. 1974. Т. 16. № 6. С. 785—787.

Чайлахян М. Х. Гормональные факторы цветения растений // Физиол. раст. 1958. Т. 5. № 6. С. 541—560.

Щипарев С. М. Щиток и его роль в прорастании // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2. 1997. С. 681—690.

Fulcher R. G., O'Brien T. P., Lee J. W. Studies on the aleurone layer. Conventional and fluorescence microscopy of the cell wall with emphasis on phenol-carbohydrate complexes in wheat // Austr. J. Biol. Sciences. 1972. Vol. 25. N 1. P. 23—34.

Jacobsen J. V., Chander P. M. Gibberellin and abscisic acid in germinating cereals / Plant hormones and their role in plant growth and development. Davies P. J. (Ed.) 1988. P. 164—193,

Jones R. L., Price J. M. Gibberellic acid and the fine structure of barley aleurone cells // Planta. 1970. Vol. 94. P. 191—202.

Kaneko M. H., Iton H., Inukai Y., Sakamoto T., Ueguchi-Tanaka M., Ashikari M., Matsuoka M. Where do gibberellin biosynthesis and gibberellin signaling occur in rice plants? // Plant J. 2003. Vol. 35. P. 104—115.

Lambrechts H., Rook F., Kolöffel C. Carbohydrate status of tulip bulbs during cold-induced flower stalk elongation and flowering // Plant Physiol. 1994. Vol. 104. P. 515—520.

Nieuwdorp P. J., Buys M. C. Electron microscopic structure of the epithelial cells of the scutellum of barley. II. Cytology of the cells during germination // Acta Bot. Neerl. 1964. Vol. 13. N 4. P. 59—65.

Swift J. G., O'Brien T. P. Vascularization of the scutellum of wheat // Austr. J. Bot. 1970. Vol. 19. N 1. P. 63—71.

Swift J. G., O'Brien T. P. The fine structure of the wheat scutellum during germination // Austr. J. Biol. Sci. 1972. Vol. 25. N 3. P. 469—486.

SUMMARY

A comparative structural study of scutellar epithelium cells was made during germination of vernalized and non-vernalized winter wheat caryopses. In condition of low temperature treatment epithelium cells are increased in sizes significantly and become more vacuolated during caryopsis germination; cell walls are more dense. Multivesicular bodies are formed near the plasmalemma as well as numerous vesicules with electron-dense contents. Some parts of RER lose their ribosomes. Their lumens are swollen and contain some dense substance. The RER sheath is formed sometimes near the plastids envelopes. In non-vernalized winter wheat caryopses such structural features are not found. Their possible role is discussed.

УДК 581.82

Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 12

© А. Е. Васильев

УЛЬТРАСТРУКТУРА И СУБКЛЕТОЧНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ЖЕЛЕЗОК ПЛОТОЯДНОГО РАСТЕНИЯ *NEPENTHES KHASIANA* (*NEPENTHACEAE*)

A. E. VASSILYEV. ULTRASTRUCTURE AND SUBCELLULAR MECHANISMS OF DIGESTIVE GLAND FUNCTIONING IN THE CARNIVOROUS PLANT *NEPENTHES KHASIANA* (*NEPENTHACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: vassilyev@list.ru
Поступила 17.07.2006

Проведен (с использованием данных морфометрии) сравнительный анализ ультраструктуры секреторных клеток пищеварительных железок растущих, закончивших рост и давно открытых кувшинов *Nepenthes khasiana*. Установлено, что клетки железок варьируют по качественным и количественным признакам структуры эндомембранной системы, ответственной за синтез и секрецию пищеварительных ферментов. Высокая активность аппарата Гольджи приурочена к железкам растущих кувшинов. В этот период наблюдается максимальное число телец Гольджи (диктиосом), единиц транс-Гольджи ретикулума и секреторных пузырьков (белковых и слизевых). На остальных 2 стадиях аппарат Гольджи по структурным признакам не активен. Эндоплазматический ретикулум хорошо развит на всех стадиях, но только на первой гранулярный ретикулум преобладает. К этой стадии приурочено образование слизистого слоя в периплазме. Сделан вывод, что процессы синтеза и секреции пищеварительных ферментов, с одной стороны, и процессы поглощения продуктов переваривания насекомых, с другой, в ловчих кувшинах разделены во времени. Первые происходят в железках растущих кувшинов, вторые — в железках открытых кувшинов. В железках кувшинов незадолго до их открывания наблюдается пауза, связанная с переключением функции секреции к функции поглощения. В отличие от других исследованных плотоядных растений в слизистом слое и протуберанцах оболочки секреторных клеток пищеварительные ферменты не аккумулируются. Предложены модели функционирования пищеварительных железок в растущих и открытых кувшинах на субклеточном уровне.

Ключевые слова: плотоядные растения, *Nepenthes*, ультраструктура, морфометрия, секреция гидролаз, транс-Гольджи ретикулум, окаймленные пузырьки.

У плотоядных растений, относящихся к тропическому роду *Nepenthes*, образуются специализированные органы для привлечения, улавливания и переваривания насекомых — ловчие кувшины (Lloyd, 1942), содержащие пищеварительный сок. Насекомые, главным образом муравьи (Moran et al., 2001), привлекаются нектаром, который выделяется нектароносными железками, расположенными на крышке и в ободке (перистоме) кувшинов. Переваривание насекомых осуществляется ферментами (кислыми гидролазами), находящимися в пищеварительном соке (Heslop-Harrison, 1975; Juniper et al., 1989; Higashi et al., 1993; An et al., 2002). Гидролазы секретируются железками, образующимися внутри кувшинов (в нижней их части). Эти же пищеварительные железки осуществляют и поглощение (усвоение) из жидкости кувшинов продуктов переваривания насекомых (Heslop-Harrison, 1976; Васильев, 1977; Juniper et al., 1989, и др.). Известно (Heslop-Harrison, 1975), что жидкость содержится уже в только что заложившихся кувшинах. Однако до сих пор нет данных о том, когда начинается секреция пищеварительных ферментов: одновременно с жидкостью, в растущем кувшине или позднее — в закончившем рост (еще закрытом крышкой) кувшине. Не ясно, какие компоненты клеток и в какой последовательности участвуют в секреции.

Ультраструктура секреторных систем у *Nepenthes* уже изучалась, но только у закончивших рост и открытых кувшинов *N. khasiana* Hook. (Васильев, 1977). Вскрыть субклеточные механизмы функционирования пищеварительных железок тогда не удалось. Это, в частности, могло объясняться тем, что сравнительный анализ ультраструктуры на всех стадиях развития кувшинов оказался невозможным, поскольку отсутствовали данные по железкам в период роста кувшинов. Кроме того, тогда еще не были известны механизмы внутриклеточного транспорта кислых гидролаз — основных ферментов лизосом всех клеток животных и растений (Васильев, 2002; Vassilyev, 2005). Вместе с тем ультраструктурный анализ пищеварительных железок ряда других представителей плотоядных растений, проведенный в последнее время, позволил прийти к выводу (Vassilyev, 2005), что разные растения используют разные субклеточные стратегии при синтезе и секреции клетками железок пищеварительных ферментов.

В настоящей работе предпринята попытка ближе подойти к решению проблемы субклеточных механизмов функционирования пищеварительных железок, проблемы субклеточной стратегии адаптации к плотоядности у *Nepenthes* путем включения в нее морфометрических данных и анализа ультраструктуры железок в молодых растущих кувшинах. Особое внимание в работе уделено эндомембранной системе секреторных клеток железок в связи с современными представлениями о механизме ее функционирования в разных типах клеток растений и животных. Эти новые представления касаются, прежде всего, таких компонентов системы, как транс-Гольджи ретикулум и секреторные пузырьки, включая окаймленные пузырьки и их производные, объединяемые в общее понятие «белковые пузырьки».

Материал и методика

Для исследования из оранжереи Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН брали растущие кувшины *Nepenthes khasiana* в начале секреции пищеварительной жидкости, кувшины накануне открывания (закончившие рост) и давно открытые кувшины с остатками многочисленных насекомых в жидкости. Участки из нижней части кувшинов, где находятся пищеварительные железки, фиксировали в течение 5 ч в 3%-м растворе глутаральдегида на фосфатном буфере (pH 7.2) или в 2%-м незабуференном водном растворе перманганата калия на льду. После глутаровой фиксации и промывки буфером материал переносили в 2%-й холодный раствор тетраоксида осмия и оставляли на ночь в холодильнике. Далее (при обоих способах фиксации) следовали обезвоживание и заливка в эпон. Анализ и фотографирование ультратонких срезов пищеварительных железок проводили с помощью электронного микроскопа Хитачи-600. Морфометрия включала определение площади мембран эндоплазматического ретикулума в 1 мкм^3 цитозоля, числа органелл на медианном срезе клетки и числа секреторных белковых пузырьков (включая окаймленные пузырьки) на 100 мкм^2 среза цитозоля. Методика морфометрического исследования описана ранее (Васильев, Муравник, 2002).

Результаты

Пищеварительные железки, округлые в плане, располагаются в углублениях внутренней поверхности кувшина, в нижней его части. Диаметр их варьирует от 100 до 200 мкм. Они состоят из однорядного наружного слоя секреторных клеток палисадной формы, 1—3 рядов изодиаметрических клеток выполняющей паренхимы, одно-двурядной эндодермы из клеток с поясками Каспари на антиклинальных стенках и слоя базальных клеток (табл. I, *а*). Сверху они наполовину прикрыты нависающей в виде свода внутренней эпидермой кувшина. Железки контактируют с трахеальными элементами ксилемного ответвления от ближайшего полного проводящего пучка.

Сравнительный глазомерный анализ электронных микрофотографий показал, что секреторные клетки железок на изученных стадиях развития кувшинов значительно варьируют по степени вакуолизации и признакам эндомембранной системы даже в пределах одного кувшина. Для ультраструктурного анализа, включая морфометрию, использовались самые активные по признакам этой системы железки.

Железки в растущих кувшинах. В палисадных клетках активных железок сильно развит эндоплазматический ретикулум (см. таблицу). Он представлен гранулярными цистернами, плотно покрытыми рибосомами, и ветвящимися, образующими непрерывную сеть трубочками агранулярного ретикулума (табл. I, *б*). В от-

Поверхностная плотность мембран эндоплазматического ретикулума (мкм^2 на 1 мкм^3 цитозоля), число органелл на медианном срезе 1 клетки и число «белковых» пузырьков Гольджи на 100 мкм^2 цитозоля секреторных клеток пищеварительных железок

Стадия развития кувшинов	Площадь мембран ретикулума	Число органелл			Число пузырьков
		лейкопластов	митохондрий	телец Гольджи	
Растущие	7.3 ± 0.7	3.5 ± 0.3	26.0 ± 3.8	7.1 ± 0.6	115 ± 11
Перед открытием	10.3 ± 0.8	6.8 ± 1.6	36.8 ± 1.0	2.2 ± 0.5	11 ± 1
Давно открытые	7.2 ± 0.5	3.5 ± 0.6	50.4 ± 4.7	2.9 ± 0.4	12 ± 2

дельных местах трубочки несут редкие рибосомы. Цистерноидная форма ретикулума преобладает. Цистерны и трубочки заполнены тонкогранулярным веществом.

Клетки содержат довольно много телец Гольджи (см. таблицу). Тельца (диктиосомы) состоят из 5—7 цистерн 0.8—1.0 мкм в диам. Край некоторых цистерн может нести пузыревидные вздутия. Почти с каждым тельцем Гольджи связан транс-Гольджи ретикулум (табл. II, *а*), продуцирующий большое число (см. таблицу) окаймленных пузырьков 0.07 мкм в диам. В отдельных местах клетки цитозоль буквально наводнен окаймленными пузырьками и их гладкими производными 0.05 мкм в диам. (табл. II, *б*). Кроме белковых, можно видеть и более крупные (0.2—0.4 мкм в диам.) прозрачные слизевые пузырьки (табл. II, *а*, *б*), частота встречаемости их небольшая. Они, по-видимому, отчленяются не от транс-Гольджи ретикулума, как окаймленные пузырьки, а от краев цис- и медианных цистерн телец Гольджи. Слизь откладывается в периплазматическом пространстве клеток (табл. I, *б*) по всей их поверхности.

В палисадных клетках железок, которые судя по структуре их эндомембранной системы, являются неактивными, эндоплазматический ретикулум слабо развит, тельца Гольджи, транс-Гольджи ретикулум и пузырьки встречаются редко. Между неактивными и активными железками существуют железки переходной структуры, причем все они могут располагаться рядом друг с другом.

Железки в закончивших рост кувшинах. Наиболее важные изменения ультраструктуры касаются аппарата Гольджи: в секреторных клетках он утратил признаки активности. Так, на этой стадии частота встречаемости телец Гольджи и белковых пузырьков значительно уменьшилась (см. таблицу). Источник белковых пузырьков — транс-Гольджи ретикулум у большинства телец Гольджи отсутствует (табл. III, *а*), а когда он есть, то с ним связаны только одиночные окаймленные пузырьки или пузырьков нет совсем.

Плотность распределения мембран эндоплазматического ретикулума несколько увеличилась (см. таблицу). Плотность распределения мембранно-связанных рибосом, напротив, уменьшилась. Эндоплазматический ретикулум по-прежнему представлен гранулярными цистернами и агранулярными трубочками, но трубочки теперь преобладают над цистернами (табл. III, *б*), за их счет увеличилась плотность поверхности ретикулярных мембран. Периплазма со слизистым слоем исчезла. Появилась вторичная, более темная, чем первичная, оболочка.

Железки открытых кувшинов. По структуре эндомембранной системы секреторные клетки железок давно открытых кувшинов мало отличаются от таковых кувшинов, закончивших рост. Так, аппарат Гольджи во всех железках неактивный. Телец Гольджи почти так же мало и они имеют такое же строение. Плотность распределения «белковых» пузырьков так же низка (см. таблицу). На удалении от телец Гольджи пузырьки практически не встречаются. Степень развития эндоплазматического ретикулума несколько уменьшается по сравнению с кувшинами, недавно закончившими рост (см. таблицу). Это происходит за счет сокращения цистерноидного (гранулярного) ретикулума. Трубчатый агранулярный ретикулум развит довольно сильно (табл. IV). Часто трубочки образуют довольно протяженные контакты с плазматической мембраной.

Появляется прозрачное периплазматическое пространство различной, в отдельных местах верхней части клеток значительной, ширины с клубками рыхло и параллельно расположенных мембран. Клубки можно видеть и на поверхности железок, омываемой пищеварительной жидкостью. Там, где периплазматическое пространство узкое, оно может быть заполнено темным гомогенным веществом (табл. IV), отсутствующим на предыдущих стадиях. В базальной половине секреторных клеток появляются одиночные короткие протуберанцы оболочки как локальные выросты более электронно-плотной, чем первичная, вторичной оболочки (табл. IV).

Обсуждение

Одной из характерных особенностей пищеварительных железок является варьирование ультраструктуры их секреторных клеток, что не характерно для других типов клеток сосудистых растений. Варьирование касается, прежде всего, степени развития (активности) эндомембранной системы. Y. Heslop-Harrison (1975), исследовавшая гистохимически пищеварительные железки *Nepenthes rafflesiana*, также обнаружила варьирование соседних железок, но по интенсивности гистохимической реакции на одну из гидролаз пищеварительной жидкости — кислую фосфатазу. При этом она считала, что железки, дающие сильную реакцию, это не стимулированные железки (что это значит, «не стимулированные», она не пояснила, видимо, не выпустившие гидролазы в жидкость), а слабую — частично стимулированные. Однако более корректным было бы считать железки, дающие сильную реакцию, активными в отношении синтеза и секреции гидролаз, а железки со слабой реакцией — мало активными, ведь секретированные гидролазы не могут накапливаться на поверхности железок, омываемых жидкостью кувшинов, а переходят в эту жидкость. Одна из возможных причин варьирования — цикличность функционирования железок.

Полученные ультраструктурные данные показывают, что, как и у других исследованных плотоядных растений, у *Nepenthes khasiana* синтез кислых гидролаз в ПЖ локализован на мембранно-связанных полисомах элементов гранулярного эндоплазматического ретикулума, сильно развитого в секреторных клетках. Синтезированные гидролазы переходят в цис-цистерны телец Гольджи. Внутриклеточный транспорт гидролаз от телец Гольджи к поверхности цитоплазмы для их секреции из клеток происходит в отчленяемых транс-Гольджи ретикулумом окаймленных пузырьках и их «гладких» производных. Спецификой *Nepenthes khasiana* является то, что синтез и секреция ферментов приурочены к периоду роста кувшинов, когда последние находятся в закрытом состоянии. В закончивших рост и открытых кувшинах секреция гидролаз, видимо, прекращается, а синтез поддерживается на невысоком уровне и вновь синтезируемые кислые гидролазы не выходят в полость закончившего рост кувшина, а используются только для выполнения лизосомной функции секреторных клеток. В пользу описанного представления о синтезе и секреции пищеварительных ферментов свидетельствуют сильное развитие цистерноидного гранулярного ретикулума, повышенное число телец Гольджи, транс-Гольджи ретикулума и в оособенности высокая плотность распределения белковых (в том числе окаймленных) пузырьков в секреторных клетках железок растущих кувшинов. На прекращение секреции гидролаз пищеварительными железками открытых кувшинов указывают сокращение количества и изменение формы ЭР, уменьшение плотности распределения мембранно-связанных полисом, уменьшение частоты встречаемости транс-Гольджи ретикулума и продуцируемых им окаймленных пузырьков и резкое (на порядок!) сокращение общего числа белковых пузырьков. В закончивших рост и давно открытых кувшинах телец Гольджи, транс-Гольджи ретикулума и пузырьков остается так же мало, как и в не секреторных клетках других растений (Васильев, Муравник, 2002).

В пищеварительных железках растущих кувшинов одновременно с синтезом гидролаз происходит отложение полисахаридной слизи в периплазматическое пространство секреторных клеток с помощью крупных «слизевых» пузырьков. Темп секреции слизи небольшой, о чем свидетельствует небольшое число слизевых пузырьков Гольджи. Слизевой слой характерен также для клеток пищеварительных железок *Pinguicula vulgaris* (Васильев, Муравник, 1986). Однако в отличие от *Pinguicula*, у которой слизь и ферменты в периплазматическом пространстве аккумулируются, у *Nepenthes khasiana* эти вещества в периплазме мобильные. Они вымываются оттуда водой, которая поступает в железки из трахеальных элементов, находящихся в контакте с железками. Слизь и ферменты проходят сквозь оболочки секреторных клеток в полость кувшина, в жидкость. Известно (Heslop-Harrison, 1975), что пищеварительная жидкость кувшинов содержит довольно много полисахаридов и имеет благодаря этому клейкую консистенцию (Goebel, 1891). После завершения роста кувшина синтез и секреция слизи постепенно прекращаются, на что указывает исчезновение пузырьков в это время. Вся слизь из слизевого слоя через первичную оболочку переходит в жидкость. Синтез и секреция слизи сменяются в железках закончивших рост кувшинов синтезом и секрецией веществ матрикса вторичной оболочки с протуберанцами. У *Nepenthes khasiana* местом аккумуляции гидролаз может быть не слизистый слой и вторичная оболочка, как у *Pinguicula*, а полость элементов эндоплазматического ретикулума.

Основная функция открытых кувшинов — переваривание ранее выделившейся пищеварительной жидкостью попавших в кувшин насекомых и избирательное поглощение растворимых продуктов этого переваривания. Таким образом, синтез и секреция кислых гидролаз, с одной стороны, и поглощение продуктов переваривания насекомых, с другой, разделены во времени. В кувшинах в период от завершения роста до открывания происходит, вероятно, переключение функций железок с секреции на поглощение.

Для клеток пищеварительных железок большинства исследованных плотоядных растений характерно образование так называемого лабиринта оболочки, значительно увеличивающего поглощающую поверхность плазматической мембраны (Васильев, Муравник, 1986; Juniper et al., 1989). Однако у *Nepenthes khasiana* лабиринта оболочки в секреторных клетках не образуется, а формируются только редкие и короткие протуберанцы пальцевидной формы. В клетках железок на стадии поглощения вновь образуется периплазматическое пространство. Однако в нем содержится не слизь, а клубки мембран и темное гомогенное вещество. Последнее можно наблюдать и в периплазматическом пространстве клеток стимулированных пищеварительных железок *Drosophyllum lusitanicum* (Васильев, Муравник, 2002). Вероятно, эти образования представляют собой неполные продукты разрушения насекомых, диффундирующие через оболочку из пищеварительной жидкости.

Заключение

На основании полученных данных и их интерпретации можно предложить следующие схемы функционирования секреторных клеток пищеварительных железок в растущих и открытых кувшинах (см. рисунок). Как видно, у *Nepenthes khasiana* синтез и секреция кислых гидролаз (черные кружки) железками и выделение ими воды в растущий кувшин (см. рисунок, *а*), а также поглощение продуктов распада насекомых из полости раскрытого кувшина (см. рисунок, *б*) происходят с помощью тех же механизмов, которые были детально описаны для секреторных кле-

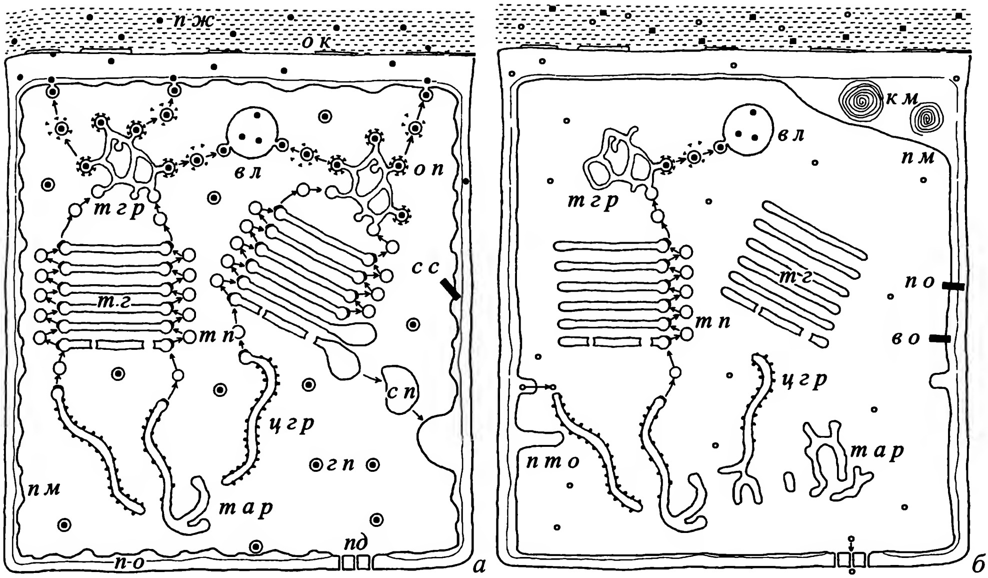


Схема функционирования секреторных клеток пищеварительных железок *Nepenthes khasiana* в растущих (*а*) и давно раскрытых (*б*) кувшинах.

На схеме *а* отражены внутриклеточный транспорт и везикулярная секреция кислых гидролаз (черные кружки) в оболочку и литические вакуоли. Активный транспорт через плазматическую мембрану ионов водорода с помощью протонного насоса и транспорт ионов хлора вызывают выход воды из симплазмы (цитоплазмы) клеток железок в апоплазму и, как следствие, выход растворимых в ней ферментов через клеточную оболочку в полость кувшина, т. е. образование пищеварительной жидкости в кувшине. На схеме *б* отражены изменения эндомембранной системы секреторных клеток (исчезновение секреторных белковых пузырьков и др.) и поглощение водно-растворимых продуктов переваривания насекомых (белые кружки) из пищеварительной жидкости. На этой фазе переваривание осуществляется щелочными гидролазами (черные квадраты), секретируемыми бактериями. *в л* — вакуоль-лизосома, *в о* — вторичная оболочка, *г п* — гладкий белковый пузырек, *к м* — клубки мембран в периплазматическом пространстве, *о к* — остатки кутикулы, *о п* — окаймленный пузырек, *пд* — плазмодесмы, *п ж* — пищеварительная жидкость, *п м* — плазматическая мембрана, *п о* — первичная оболочка, *п т о* — протуберанец оболочки, *с п* — слизевой пузырек, *с с* — слизевой слой, *т а р* — трубочка агранулярного ретикулума, *т г* — тельце Гольджи, *т г р* — транс-Гольджи ретикулум, *т п* — транспортные пузырьки, *ц г р* — цистерна гранулярного ретикулума.

ток пищеварительных железок *Drosophyllum lusitanicum* (Васильев, Муравник, 2002; Vassilyev, 2005). Из секреторных клеток поглощенные продукты распада (белые кружки) по плазмодесмам (симплазме) поступают в лист.

По литературным данным (Higashi et al., 1993; An et al., 2002), у *Nepenthes* в переваривании участвуют находящиеся одновременно в жидкости кислые гидролазы, секретированные пищеварительными железками растущих кувшинов, и щелочные гидролазы (показаны черными квадратами), секретируемые бактериями, поселяющимися в жидкости открытых кувшинов. Однако «работают» гидролазы двойного происхождения не одновременно, а последовательно. Это связано с тем, что pH жидкости закономерно меняется от оптимального для растительных ферментов до оптимального для бактериальных ферментов.

Вода — основной компонент пищеварительной жидкости — поступает в полость кувшина из ксилемы через пищеварительные железки по градиенту концентрации минеральных ионов, в частности, в пищеварительную жидкость происходит активный транспорт ионов Cl^- и H^+ (Lüttge, 1966; Higashi et al., 1993). Водородный насос ответствен и за подкисление воды, создающее оптимальный pH для работы находящихся в ней пищеварительных ферментов железок (An et al., 2001).

Как показывает анализ опубликованных представлений о механизмах функционирования пищеварительных железок у разных насекомоядных растений (Васильев, Муравник, 2002; Vassilyev, 2005, и др.), *Nepenthes khasiana* характеризуется своеобразной стратегией адаптации к плотоядности. Это своеобразие состоит в том, что синтез гидролаз, их секреция и выделение воды железками приурочены к растущему органу. Ферменты в слизевом слое или лабиринте оболочки не накапливаются. Секреция ферментов и поглощение продуктов переваривания насекомых разделены во времени.

Благодарности

Выражаю благодарность А. А. Степановой, Л. Е. Муравник и Н. К. Котеевой за помощь и советы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 206 с.

Васильев А. Е. Функциональная ультраструктура пищеварительных железок *Drosophyllum lusitanicum* (*Droseraceae*). 1. Секреторные клетки до стимуляции // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 3. С. 1—18.

Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Изменение ультраструктуры нестимулированных пищеварительных железок *Pinguicula vulgaris* (*Lentibulariaceae*) в связи с секрецией // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 8. С. 1050—1059.

Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Функциональная ультраструктура пищеварительных железок *Drosophyllum lusitanicum* (*Droseraceae*). 2. Секреторные клетки после стимуляции // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 4. С. 1—11.

An C. I., Takekawa S., Okazawa A., Fukusaki E., Kobayashi A. Degradation of a peptide in pitcher fluid of the carnivorous plant *Nepenthes alata* Blanco // Planta. 2002. Vol. 215. N 3. P. 472—477.

Goebel K. Pflanzenbiologische Schilderungen. Marburg, 1891. 214 S.

Heslop-Harrison Y. Enzyme release in carnivorous plants // Lysosomes in biology and pathology. Amsterdam, 1975. Vol. 4(43). P. 525—576.

Heslop-Harrison Y. Enzyme secretion and digest uptake in carnivorous plants // Perspectives in experimental biology. Oxford, 1976. Vol. 2. P. 463—476.

Higashi S., Nakashima A., Ozaki H., Ushiumi T. Analysis of feeding mechanism in a pitcher of *Nepenthes hybrida* // J. Plant Res. 1993. Vol. 106. N 1081. P. 47—54.

Juniper B. E., Robins R. J., Joel D. M. The carnivorous plants. London etc., 1989. 353 p.

Lloyd F. The carnivorous plants. Waltham, Mass., 1942. 352 p.

Lüttge U. Funktion und Struktur pflanzlichen Drüsen // Naturwissenschaften. 1966. Bd 53. Hf 4. S. 96—103.

Moran J. A., Merbach M. A., Livingston N. E. et al. Termite prey specialization in the pitcher plant *Nepenthes albomarginata* — evidence from stable isotope analysis // Ann. Bot. 2001. Vol. 88. N 2. P. 307—311.

Vassilyev A. E. Dynamics of ultrastructural characters of *Drosophyllum lusitanicum* (*Droseraceae*) digestive glands during maturation and after stimulation // Taiwania. 2005. Vol. 50. N 3. P. 167—182.

SUMMARY

The comparative ultrastructural analysis (including morphometric data) of the digestive gland secretory cells was made for growing, fully expanded and open for a long time pitchers. It was established that the gland cells vary in qualitative and quantitative characters of the endomembrane system involved in the synthesis and secretion of digestive enzymes. The highest activity of the Golgi apparatus is confined to the glands of growing pitchers. The largest numbers of Golgi bodies (dictyosomes), trans-Golgi network units, and secretory protein and slime vesicles were observed during this period. At the other two stages the Golgi apparatus showed no structural characters of activity. The endoplasmic reticulum was well developed at all stages, but the rough-surfaced reticulum was predominant only

at the first stage. The development of the slime layer in the periplasm was confined to this stage. It is concluded that the processes of synthesis and secretion of digestive enzymes, on one hand, and the processes of the absorption of the insect decomposition products, on the other, are divided in time. The first ones occur in the glands of the growing pitchers and the second ones take place in the open pitchers. There is a pause in the glands of pitchers shortly before their opening that is concerned with the change-over from secretion to absorption. Unlike other carnivorous plants studied so far, no accumulation of digestive enzymes within the slime layer and wall ingrowths of secretory cells occurs in *Nepenthes khasiana.* The models of the digestive gland functioning at the sub-cellular level are substantiated for growing and open pitchers.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.949.1

© Т. В. Крестовская

MENITSKIA — НОВЫЙ РОД СЕМЕЙСТВА *LABIATAE*

T. V. KRESTOVSKAYA. *MENITSKIA*, A NEW GENUS OF THE *LABIATAE* FAMILY

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Отдел Гербарий
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 29.05.2006

С территории Пакистана и Сев.-Зап. Индии установлен новый монотипный род *Menitskia* (Krestovsk.) Krestovsk. Ранее этот таксон был описан нами в ранге монотипного подрода рода *Stachys* L. В отличие от представителей рода *Stachys*, его единственный вид — *Menitskia tibetica* (Vatke) Krestovsk. имеет трехгранные эремы с усеченной верхушкой, сидячие цветки, шиловидные прицветники, венчик, нижняя губа которого равна верхней, с основанием нижней губы лодочковидным, со средней долей, отклоненной от основания вниз под прямым углом и боковыми долями, равными по длине средней доле; «С-образно» согнутые, выступающие вперед из-под верхней губы, тычинки, с опушенными пыльниками, а также листья неявно трех или пятилопастные. Для рода характерна приуроченность к крайне засушливым типам местообитаний в горах на высотах 4000—5300 м над ур. м.

Ключевые слова: систематика, *Stachys*, *Menitskia*, *Labiatae*, новый род, Гималаи.

В 2003 г. нами (Крестовская, 2003) была опубликована статья, посвященная систематике *Stachys tibetica* Vatke, произрастающего в сев.-вост. Гиндукуше, юго-зап. Каракоруме, сев.-зап. Гималаях и Кашмире. В этой работе названный вид был отнесен к описанному нами подроду *Menitskia* Krestovsk . За прошедшее после публикации время нам удалось более детально изучить этот вид, а также познакомиться с его типовыми образцами, хранящимися в Гербарии Кью (K) и Эдинбурга (E). Выяснилось, что такой важный в систематике губоцветных признак, как строение нижней губы венчика, у *S. tibetica* отличается от всех других видов *Stachys*, а также практически от всех (за исключением некоторых) родов подтрибы *Lamiinae*. Отличие заключается в отгибе средней доли нижней губы от ее основания вниз под прямым углом, при этом ее основание оказывается лодочковидно сложенным. У всех других родов подтрибы, включая *Stachys*, отгиб нижней губы от верхней составляет примерно от 45 до 90 градусов, или немного больше (а не 180 градусов (речь идет о средней доле) как *S. tibetica*); исключение составляют род *Galeobdolon* Adans., у которого средняя доля несколько отклонена вниз, а также некоторые виды рода *Galeopsis*. Основание нижней губы у большинства родов, включая *Stachys*, плоское, а у *Galeopsis* L. имеются апофизы (выпуклины в виде рожков). В отличие от других видов *Stachys*, у *S. tibetica* боковые доли нижней губы равны по длине средней доле (а не меньше ее), а нижняя губа равна по длине верхней (а не превышает ее). Кроме того, *S. tibetica* обладает еще целым комплексом отличий по сравнению с остальными видами этого рода. Главными из них являются: трехгранные эремы с усеченной верхушкой, сидячие цветки, шиловидные прицветники, «С-образно» согнутые, выступающие вперед из-под верхней губы тычинки, равные или слегка превосходящие ее по длине, с пыльниками опушенными, а также листья неявно трех или пятилопастные. У всех остальных видов *Stachys* эремы продолговатые, шаровидные или неявственно-трехгранные, с туповатой или плавно скошенной верхушкой; цветки полусидячие или на цветоножках; прицветники не шиловидные; тычинки прямые и располагаются под верхней губой, не выступая вперед, а если и изгибаются, то лишь после отцветания, и не вперед, а вбок, не превышая край верхней губы; пыльники голые; листья цельные с городчатым, волнистым, пильчатым или зубчатым краем, но никогда не лопастные. Основываясь на результатах сравнительного анализа признаков родов подтрибы *Lamiinae* (Крестовская, 2003), а также новых данных по морфологии *S. tibetica*, мы пришли к выводу, что этот вид следует рассматривать в составе нового, устанавливаемого здесь рода *Menitskia*. В связи с тем что при более детальном изучении *S. tibetica* нами были выявлены дополнительные признаки, приводим полное описание рода на латинском и русском языках.

Genus Menitskia (Krestovsk.) Krestovsk. comb. et stat. nov. — *Stachys* L. subgen. *Menitskia* Krestovsk., 2003, Бот. журн. 88, 2 : 95. — Calyx tubuloso-campanulatus, dentibus lanceolato-subulatis tubo brevioribus. Corolla bilabiata, rosea vel alba, tubo exserto, intus annulato. Labium inferius superiori aequilongum, basi carinatum, lobo medio sub angulo recto deflexo, lobis lateralibus medio aequalibus. Stamina longa, «C-formes» curvatam antrorsum prominentes. Antherae parce pubescentes. Nuculae (eremi) triquetrae apice truncatae. Perennis foliis ovato-lanceolatis, parce tri-vel quinquelobatis. Indumentum simplex (non stellatum). Verticillastri 2—4(6)-flori, remoti. Bracteae subulatae. Flores sessiles.

Typus: *Menitskia tibetica* (Vatke) Krestovsk. (=*Stachys tibetica* Vatke, 1872, Bot. Zeit. 33 : 447).

Genus monotypicum.

Единственный вид этого рода — *M. tibetica*, распространен в Сев.-Вост. Гиндукуше, Юго-Зап. Каракоруме, Сев-Зап. Гималаях и Кашмире.

Многолетние травы с коротким, простым (не ветвистым) опушением всего растения, со стеблями, одревесневающими в нижней части и ветвящимися от основания. Листья продолговатые или яйцевидно-ланцетные, от цельнокрайных до крупногородчатых и трех-пятилопастных, с оттянутым основанием, низбегающим на короткий черешок, с обеих сторон зеленые, коротко прижатоопушенные, с нижней стороны с многочисленными округлыми железками. Парциальные соцветия («мутовки») 2—4(6)-цветковые, расставленные. Прицветники шиловидные, равные 1/2—1/3 длины чашечки. Чашечка трубчато-колокольчатая, более-менее густо коротко опушенная, с округлыми железками; с прямыми, шиловидно заостренными зубцами, равными 1/2—1/3 длины чашечки. Венчик розовый или белый, коротко опушенный, с прямой трубкой, выставляющейся из чашечки, внутри с поперечным кольцом волосков, с верхней губой узкой, слегка вогнутой или почти плоской, цельной или слегка раздвоенной на верхушке; нижней, равной по длине верхней губе или незначительно меньше ее, трехлопастной, с основанием лодочковидным, со средней долей на верхушке слегка выемчатой, отклоненной от основания вниз под прямым углом, боковыми долями вполне развитыми, продолговато-эллипсоидальными, равными по длине средней губе. Тычинки длинные, «С-образно» согнутые, выступающие вперед из-под верхней губы, со слабоопушенными пыльниками. Эремы трехгранные, на верхушке усеченные.

Тип: *Menitskia tibetica* (Vatke) Krestovsk.

Монотипный род.

Род назван в память исследователя флоры Кавказа Ю. Л. Меницкого.

Genus in memoriam florae Caucasi investigatoris cl. Ju. Menitskii nominatur.

Род *Menitskia* наиболее близок к роду *Stachys*, вместе с тем этот род имеет признаки рода *Lamium* (опушенные пыльники). По внешнему облику это растение выглядит весьма своеобразно и хорошо отличается от вышеуказанных родов пропорциями венчика, с равными по длине губами и сильно отклоненной вниз средней долей нижней губы, а также выступающими вперед тычинками.

Menitskia tibetica (Vatke) Krestovsk. comb. nov. — *Stachys tibetica* Vatke, 1872, Bot. Zeit. 33 : 447; Hook. f., 1885, Fl. Brit. Ind. 4 : 676; Blatter, 1928, Beaut. Fl. Kashmir, 2 : 132; Kitamura, 1964, Pl. West Pakist. a. Afghan. : 331; Hedge, 1990, in Fl. Pakist. 192 : 187; Li H.-w. 1985, in Fl. Xizang. 5 : 170; Крестовск., 2003, Бот. журн. 88, 2 : 95.

Описан из Сев.-Зап. Индии («in Tibetia occidentalis regione temperata, alt. 10—14000′, [1847—1848], coll. T. Thomson»). Typus: «Herb. Ind. Or. Hook. fil. and Thomson. Hab. Tibet Occ. Reg. temp., alt. 10—14000′, 24 IX [18]48, coll. T. T[homson]»; holotypus — K!, isotypus — E!

На щебнистых, галечных или сухих песчаных склонах, среди валунов в сухих ущельях, на высоте 2500—5300 м над ур. м.

Распространение: Сев.-Вост. Пакистан (Гиндукуш), Сев.-Зап. Индия (Каракорум, Кашмир, Ладак, Сев.-Зап. Гималаи).

Более детальные комментарии, касающиеся распространения этого вида и его экологии, были приведены нами в предыдущей статье (Крестовская, 2003). Отметим только, что это высокогорное растение произрастает в местообитаниях с очень малым увлажнением и является достаточно обычным для этих мест.

Благодарности

Автор выражает свою искреннюю признательность своему научному консультанту чл.-корр. РАН Р. В. Камелину за ценные советы и замечания, сделанные при подготовке статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Крестовская Т. В. Новый подрод рода *Stachys* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 2. С. 94—97.

SUMMARY

The new monotypic genus *Menitskia* is established. Its main differences from *Stachys* species and other closely related genera of *Lamiinae* are given (sessile flowers, subulate bracts, corolla with posterior lip equal to anterior lip, its middle lobe turned down at right angles to the base and equal to lateral lobes, with the base like small boat; long curved «C-shaped» stamens projecting forward from the upper lip, slightly hairy anthers, triquetrous, apically truncate erems and indistinctly 3—5-lobed leaves). The description of *Menitskia* is supplemented. Data on its ecology and distribution are presented.

УДК 582.579.2 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 12

© Г. И. Родионенко

О САМОСТОЯТЕЛЬНОСТИ РОДА *SCLEROSIPHON* (*IRIDACEAE*)[1]

G. I. RODIONENKO.

ON THE INDEPENDENCE OF THE GENUS *SCLEROSIPHON* (*IRIDACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Ботанический сад
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 09.03.2006

Обосновывается необходимость признания рода *Sclerosiphon* Nevski. Уточняется видовой состав рода.

Ключевые слова: *Iris*, *Sclerosiphon*, *Cryptobasis*, *Iridaceae*.

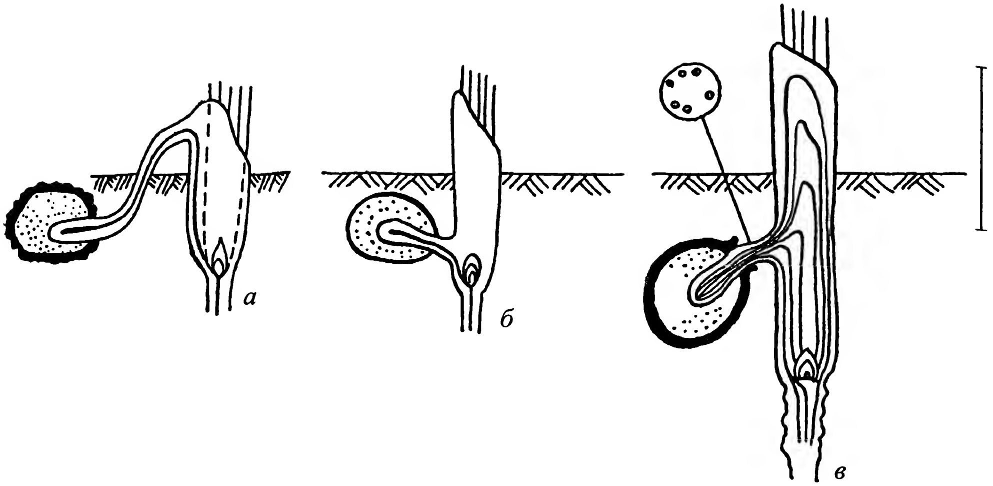
С. А. Невский (1937), исследуя флору Кугитанга, выделил 2 новых рода, принадлежащих сем. *Iridaceae*: род *Cryptobasis* Nevski и род *Sclerosiphon* Nevski. Каждому из выделенных родов им была дана очень краткая характеристика. Типовым видом рода *Sclerosiphon* является *S. songaricum* (Schrenk) Nevski = *Iris songarica* Schrenk. К сожалению, оба упомянутых рода не были признаны ни в системе Г. И. Родионенко (1961), ни в системе B. Mathew (1990). Е. В. Мавродиев и Ю. Е. Алексеев (2003) восстановили род *Cryptobasis*, дав достаточно обширную характеристику его биоморфологических особенностей. Было бы полезным дополнить их характеристику наблюдением, сделанным С. С. Иконниковым, который, работая на Памирской биологической станции, открыл способ распространения семян у вида этого таксона — *C. tenuifolia*. Этот способ оказался уникальным среди видов рода *Iris* (s. l.). В силу почти полной редукции цветоноса коробочки *C. tenuifolia* оказываются погруженными в «шубку» из отмерших, но сохраняющихся при корневищах остатков листовых влагалищ. Чтобы зрелые семена не застревали в «шубке», в процессе приспособительной эволюции стенки коробочек обрели способность при разрыве энергично катапультировать семена.

При сравнении рода *Sclerosiphon* с родом *Cryptobasis* Невский (1937) ссылается лишь на 1 признак: на более короткую и жесткую в основании трубку околоцветника, свойственную роду *Sclerosiphon*. Я при исследовании структурных и биологических особенностей типового вида этого рода — *S. songaricum* — сосредоточил внимание на признаках, которые могли дать ему преимущества при вегетации в суровых условиях сухих степей и пустынь.

Наиболее уязвимым в жизни многолетника, обитающего в подобных условиях, является самый ранний период его развития, когда закладывается первый лист, зачаток корневища и первый еще весьма слабый корень. Любой суховей может легко погубить такой проросток. Чтобы ускорить темп передачи питательных веществ из семени к зачатку корневища, в процессе эволюции возник тип проростка с коротким связником (см. рисунок, *а*, *б*). Препарируя проростки *S. songaricum* в разных фазах их развития, мне удалось обнаружить (Родионенко, 1961), что в процессе эволюции у них выработалась совершенно иная конструкция сосудистого пучка (см. рисунок, *в*). Сосудистый пучок распался на 6 самостоятельных сосудов, пронизывающих стенки лигулы и придающих ей повышенную устойчивость в борьбе за выживание в тяжелых условиях вегетации.

---

[1] Статья посвящается светлой памяти талантливого географа и ботаника-путешественника С. С. Иконникова. В нашу последнюю с ним встречу он настойчиво просил меня ускорить завершение работы над родом *Sclerosiphon* Nevski.



Проростки *Iris imbricata* Lindl. (*а*); *Xyrodion spurium* (L.) Fourr. (*б*); *Sclerosiphon songaricum* (*в*). Масштабная линейка — 1 см.

Аналогичный тип проростка был также обнаружен у *Iris bungei* Maxim. и *I. ventricosa* Pall. Этот признак, несомненно, имеет важное таксономическое значение и дает основание отнести эти виды к роду *Sclerosiphon*.

Листья взрослых растений как у видов рода *Cryptobasis*, так и у видов рода *Sclerosiphon*, выполняют дополнительно к фотосинтезу защитную функцию. К концу вегетации листовые пластинки обламываются на одном уровне, создавая впечатление, что они обгрызены жвачными животными. Но это не так. Они обламываются сами, оставляя при корневищах пучки волокнистых влагалищ, обладающих особой прочностью. С годами из них формируются мощные «шубки», которые надежно прикрывают у короткостебельных видов рода *Cryptobasis* низко расположенные завязи. У видов рода *Sclerosiphon*, имеющих достаточно высокие цветоносы, функцию защиты завязи выполняют брактеи. Наибольшего совершенства они достигли у *S. ventricosum* (Pall.) Rodionenko, обретя в дополнение к продольной еще и поперечную сеть жилок — признак, отмеченный еще W. R. Dykes (1913).

Волокна отмерших влагалищ листьев *S. songaricum* помимо прочности обладают еще и антисептическими свойствами (Пряхин, Чеврениди, 1970). Эти качества, к сожалению, привлекли внимание человека, следствием чего стало массовое уничтожение иридетумов с целью заготовления фибры для щеточного производства. А сырья было предостаточно. Общая площадь иридетумов *S. songaricum* в обследованных М. И. Пряхиным и С. Х. Чеврениди районах Узбекистана и Южного Казахстана составляла 253 277 га. Производство фибры осуществлялось в широких масштабах, а сама заготовка сырья была связана с полным уничтожением растений *S. songaricum*. К сожалению, мне неизвестны окончательные результаты этой варварской операции. Хочется надеяться, что она не нанесла невосполнимый ущерб прекрасным природным зарослям этого вида.

Высокая засухоустойчивость *S. songaricum* объясняется, кроме сказанного выше, еще и тем, что его корни проникают в глубокие слои почвы, доходя на песчаных грунтах до глубины 80—100 см.

Все мои попытки, а также попытки B. Mathew (1990) провести наблюдения за жизнью *S. songaricum* в условиях культуры оказались бесплодными. Его корневища, перенесенные в условия влажного климата, всякий раз гибли через несколько недель. Не оправдал себя и семенной способ размножения. Работая с этим видом, я смог установить только особенности его самых ранних фаз развития.

Процесс прорастания семян из одной коробочки неодновременный. Всходы появляются постепенно в течение 5—7 лет. Замечу, что подобное свойство весьма полезно в суровых условиях пустыни, так как весны, благоприятные для прорастания семян и развития всходов, там довольно редки.

Дополнить данные о *S. songaricum* можно еще одним фактом. Он состоит в том, что предпринятое по нашей инициативе, но пока еще не завершенное исследование Т. И. Кравцовой показало, что в структурных особенностях семенной кожуры *S. songaricum* прослеживается генетическая связь между этим видом и видами родов *Ophioiris* и *Xyridion*.

Работая над восстановлением забытых родов и описанием новых, относящихся к сем. *Iridaceae*, я руководствуюсь положением, которое было выдвинуто нашим выдающимся ботаником В. Л. Комаровым еще в 1934 г. (Комаров, 1934). Суть его в том, что выделяемые роды должны быть своеобразным памятником эволюционного процесса, уже законченного в главных своих чертах. Наглядным примером этого положения может служить род *Sclerosiphon*.

Sclerosiphon Nevski, 1937, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 4 : 331 emend. Rodionenko.

Многолетнее травянистое растение. Корневище образует плотные дерновины. Основание стеблей и листьев окутано волокнами влагалищ отмерших листьев. Листья жесткие, линейные 25—40(60) см дл., 3—6 мм шир. Цветоносы 30—60 см дл., у *S. bungei* 15—30 см. Цветонос стрелковидный (*S. ventricosum* и *S. bungei*) или ветвящийся (*S. songaricum*). Цветки без бородки и гребневидного выступа на долях околоцветника. Коробочки продолговатые, трехстворчатые. Семена коротко цилиндрические, иногда кубаревидные, без придатка.

Typus: *S. songaricum* (Schrenk) Nevski (=*Iris songarica* Schrenk).

От всех видов рода *Iris* (s. l.) отличается проростком, имеющим 6 сосудистых пучков. От рода *Cryptobasis* отличается нередуцированным цветоносом и короткой трубкой околоцветника.

Sclerosiphon songaricum (Schrenk) Nevski, 1937, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 4 : 331. — *Iris songarica* Schrenk, 1841, in Fisch. et C. A. Mey., Enum. Pl. Nov. 1 : 3.

Sclerosiphon ventricosum (Pall.) Rodionenko comb. nov. — *Iris ventricosa* Pall., 1776, Reise Russ. Reichs 3 : 320, 712.

Sclerosiphon bungei (Maxim.) Rodionenko comb. nov. — *Iris bungei* Maxim., 1880, Bull. Acad. Sci. Petérsb. 26 : 509.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Комаров В. Л. Предисловие // Флора СССР. Л., 1934. Т. 1. С. 1—12.

Мавродиев Е. В., Алексеев Ю. Е. Морфолого-биологические особенности рода *Cryptobasis* (*Iridaceae*) в связи с его систематикой // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 10. С. 50—55.

Невский С. А. Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 1. М.; Л., 1937. Вып. 4. С. 199—346.

Пряхин М. И., Чевренnetworkиди С. Х. Характеристика естественных зарослей ириса джунгарского на территории Узбекистана и Южного Казахстана и возможности их эксплуатации // Раст. ресурсы. Л., 1970. Т. 4. Вып. 3. С. 367—382.

Родионенко Г. И. Род Ирис — *Iris* L. М.; Л., 1961. 216 с.

Dykes W. R. The genus Iris. Cambridge, 1913. 245 p.

Mathew B. The Iris. Portland, Oregon, 1990. 215 p.

SUMMARY

The necessity to distinguish the genus *Sclerosiphon* Nevski is substantiated. The species composition of the genus is revised.

УДК 561.5 (551.763) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 12

© Л. Б. Головнёва

ALASIA, GEN. NOV. — МУЖСКИЕ СОЦВЕТИЯ, СВЯЗАННЫЕ С ЛИСТЬЯМИ *TROCHODENDROIDES* (*CERCIDIPHYLLACEAE*)

L. B. GOLOVNEVA. *ALASIA*, GEN. NOV. — MALE INFLORESCENCES, ASSOCIATED WITH *TROCHODENDROIDES* LEAVES (*CERCIDIPHYLLACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: Lina_Golovneva@mail.ru
Поступила 27.06.2006

Описывается новый род *Alasia*, представляющий собой тычиночные соцветия, ассоциирующиеся с листьями рода *Trochodendroides* (сем. *Cercidiphyllaceae*) из позднемеловых и палеогеновых отложений Северного полушария. Дан обзор всех предшествующих находок этих соцветий и проведен анализ морфологических дифференциальных признаков, на основе которых можно различать отдельные виды. В состав рода включено 3 вида, описанные ранее как побеги хвойных: *Alasia jacutensis*, *A. conophylla* и *A. pojarkovae*.

Ключевые слова: мужские соцветия *Alasia*, род *Trochodendroides*, сем. *Cercidiphyllaceae*, систематика, морфологическая изменчивость, биология опыления.

Род *Trochodendroides* Berry впервые появляется в конце альба (Самылина, 1960; Bell, 1956). Его листья с пальчатым брохидодромным жилкованием и цельным, городчатым или зубчатым краем составляют значительную долю находок в ископаемых флорах Сибирско-Канадской палеофитогеографической области в верхнем мелу и палеогене, откуда было описано несколько десятков различных видов (Berry, 1922; Буданцев, 1968, 1983; Ильинская, 1974в; Christophel, 1976; Герман, Лебедев, 1991; Филиппова, Абрамова, 1993; Головнёва, 1991, 1994). Предполагается, что эти деревья были одним из доминирующих элементов долинной растительности того времени (Головнёва, 1991). В течение более чем столетней истории изучения этого рода взгляды на его природу и систематику были очень разными. Некоторые авторы рассматривали часть морфотипов в составе других родов, в частности *Cocculus*, *Tetracentron*, *Cercidiphyllum*, *Menispermites*, *Populus*, *Paliurus*, *Zizyphus*, *Macclintockia*, *Grewia* (Heer, 1876; Ильинская, 1974а, б, в; Chandrasekharam, 1974; Tanai, 1981; Герман, Щепетов, 1997). Подробный обзор номенклатурных разработок, касающихся рода *Trochodendroides*, приведен в работе Л. Ю. Буданцева и Е. Р. Мохова (1986).

Идея о связи этих листьев с современным родом *Cercidiphyllum* впервые была выдвинута R. W. Brown (1939). На основании этого он пришел к выводу о принадлежности к одному растению серцидифиллоподобных листьев *Trochodendroides* и кистевидных соплодий из веретеновидных листовок, также имеющих морфологическое сходство с плодами *Cercidiphyllum* и часто встречающихся совместно с листьями во многих палеогеновых местонахождениях Северной Америки. Ископаемые листья, плоды и отдельные крылатые семена R. W. Brown (1939) отнес к современному роду *Cercidiphyllum*, описав 4 вымершие вида. В дальнейшем были показаны существенные отличия ископаемых плодов от плодов *Cercidiphyllum* (Crane, 1984). Настоящие соплодия *Cercidiphyllum*, сходные с современными, появляются в американских и европейских флорах с олигоцена и миоцена (Jähnichen et al., 1980; Manchester, Meyer, 1987). Плоды, ассоциирующиеся с листьями *Trochodendroides*, в настоящее время описываются под названием *Nyssidium* Heer (Ильинская, 1974 г; Crane, 1984). Их совместная встречаемость подтверждена многочисленными находками в разных регионах. Наилучшей сохранностью обладают остатки, описанные из палеоценовых отложений цагаянской свиты Амурской обл. (Красилов, 1976), формации Reading Beds в Англии (Crane, 1984) и палеоценовой формации Паскапу в Канаде (Crane, Stockey, 1985). На материале из формации Паскапу принадлежность листьев *Trochodendroides* и плодов *Nyssidium* была доказана не только на основе совместной встречаемости и морфологического сходства с *Cercidiphyllum*, но также на основе находок побегов с прикрепленными соцветиями и черешками листьев и строения проростков, выросших из семян (из плодов) *Nyssidium*. Комплекс ископаемых остатков из формации Паскапу, включающий листья, побеги, женские соцветия, соплодия, плоды, семена и проростки, был описан под новым названием *Joffrea speirsii* Crane et Stockey (1985). С этих пор ассоциация листьев *Trochodendroides* и плодов *Nyssidium* уже не вызывала сомнений.

В противоположность женским соцветиям и плодам, мужские генеративные органы этого растения долгое время оставались не известными. Впервые кистевидные соцветия, состоящие из брактей и сидящих в их пазухах тычиночных цветков, были описаны из того же местонахождения Joffre Bridge в Канаде, откуда происходили все остальные остатки *Joffrea* (Crane, Stockey, 1985). P. Crane и R. Stockey предположили принадлежность этих соцветий к растениям, продуцирующим листья *Joffrea* (*Trochodendroides*), на основании совместной встречаемости и сходства всех органов этого растения с соответствующими органами рода *Cercidiphyllum*, однако они не включили эти соцветия в род *Joffrea* и не дали им никакого отдельного названия.

После этого стало ясно, что остатки подобных мужских соцветий давно попадали в руки палеоботаников, но их природа не была распознана, поскольку тычинки обычно скрыты под плотно сомкнутыми брактеями. Чаще всего подобные соцветия принимались за концевые участки побегов хвойных и описывались в составе рода *Araucarites*. Так, из турон-коньякских отложений тимердяхской свиты Вилюйской впадины были описаны побеги *Araucarites jacutensis* Sveshn. (Свешникова, 1967), из цагаянских отложений Амурской обл. — *Araucarites pojarkovae* Krassilov (Красилов, 1976), а из маастрихтских отложений рарыткинской свиты Корякского нагорья — *Araucarites conophyllus* Golovn. (Головнёва, 1994). В результате наших сборов из отложений тимердяхской и цагаянской свит были обнаружены остатки этих кистевидных соцветий, сохранившихся вместе с тычинками.

В данной работе мы предлагаем новое название *Alasia* для тычиночных соцветий, ассоциирующихся с листьями рода *Trochodendroides*. В составе этого рода описываются 3 вида, которые ранее были включены в род *Araucarites*. Остальные находки этих соцветий, известные из коллекций или изображенные в различных публикациях, пока не описываются на видовом уровне, поскольку анатомия и уровень изменчивости этих структур еще недостаточно изучены и критерии различения отдельных видов только намечаются.

Род Alasia Golovn., gen. nov.

Название — от «алас» (якут.), луга на месте спущенного термокарстового озера.

Type species — **Alasia jacutensis (Sveshn.) Golovn., comb. nov.**, Lena-Vilyuy basin, Vilyuy River, upper part of the Timmerdyakh Formation, Turonian-Coniacian.

Diagnosis. Staminate inflorescences are composed of axis and helically arranged 10—20 coriaceous bracts, with numerous stamens in their axils. Bracts with longitudinal striation and vary in size and shape, ranging from triangular to ovoid with wide valvate truncate base, acute or acuminate apex. Bracts can be tightly packed along the axis or widely spread at an angle of 70—90° to the axis. Epidermis of bracts is without stomata and consists of orthogonal cells with straight anticline walls. Stamens are sessile or with very short filaments. Anthers 2—4 mm long and 1—2 mm wide with narrow connectives without apical extension. Pollen was not revealed.

Species composition: 1) *Alasia jacutensis* (Sveshn.) Golovn., comb. nov.;

2) **Alasia conophylla (Golovn.) Golovn., comb. nov.** Koryak Upland, Rarytkin Ridge, the Rarytkin Formation, Maastrichtian;

3) **Alasia pojarkovae (Krassilov) Golovn., comb. nov.** Amur region, the Tsagayan Formation, Danian.

Типовой вид — *Alasia jacutensis* (Sveshn.) Golovn., comb. nov., Лено-Вилюйская впадина, р. Вилюй, верхняя часть тимердяхской свиты, турон-коньяк.

Диагноз. Тычиночные соцветия состоят из оси со спирально расположенными брактеями, в пазухах которых находятся тычинки. Брактеи плотные, кожистые, треугольно-эллиптической, яйцевидной или узкоовальной формы, с немного суженным срезанным основанием и суженной острой верхушкой. На одно соцветие приходится 10—20 брактей. Они могут быть плотно прижаты друг к другу вдоль оси или отходить почти под прямым углом. В первом случае брактеи налегают друг на друга и образуют плотное скученное собрание. Во втором случае брактеи широко расставлены и хорошо видны тычинки, находящиеся в пазухах брактей. Снаружи поверхность брактей имеет рельеф в виде тонкой продольной исчерченности. Эпидерма брактей состоит из ортогональных клеток с прямыми антиклинальными стенками, расположенных более или менее правильными рядами, без устьиц.

Число тычинок в пазухах брактей колеблется от 5 до 18. Никаких других элементов цветков в пазухах брактей не наблюдается. Пыльники узкоовальные, с узким связником без надсвязника. Тычинки сидячие или с короткими тычиночными нитями.

Видовой состав: 1) *Alasia jacutensis* (Sveshn.) Golovn. (типовой вид);

2) *Alasia conophylla* (Golovn.) Golovn., comb. nov., Корякское нагорье, хр. Рарыткин, рарыткинская свита, средний маастрихт;

3) *Alasia pojarkovae* (Krassilov) Golovn., comb. nov., Амурская обл., цагаянская свита, даний.

Сравнение. Данные соцветия имеют наибольшее сходство с мужскими соцветиями рода *Cercidiphyllum*. Последние представляют собой уплотненные кисти, расположенные на укороченных побегах и состоящие из 3 крупных почечных чешуй, окружающих 3—4 более мелкие брактеи, в пазухах которых находится 8—13 тычинок (Swamy, Baily, 1949). Тычиночные нити сначала короткие, значительно удлиняются во время цветения и пыльники высовываются за пределы почечных чешуй. Пыльники довольно тонкие и длинные, около 1 см дл. Тычинки имеют короткий конический надсвязник. В отличие от соцветий *Cercidiphyllum* соцветия *Alasia* более удлиненные, кистевидные, состоят из длинной оси и большого числа спирально расположенных брактей. Тычинки *Alasia* отличаются очень короткими тычиночными нитями и более короткими пыльниками, а также отсутствием надсвязника.

Alasia jacutensis (Sveshn.) Golovn. comb. nov.

Табл. I, *1—6*

Araucarites jacutensis Sveshn., Свешникова И. Н. Позднемеловые хвойные Советского Союза. I. Ископаемые хвойные Вилюйской синеклизы // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1967. Сер. 8. Вып. 4. С. 183, табл. 1, фиг. 2, 3.

Araucarites jacutensis Sveshn., Sveshnikova I. N. The Late Cretaceous conifers of the Soviet Union. I. Fossil conifer of the Vilyuy depression // Acta Institutum Botanicum Acad. Scient. URSS. Series VIII. Vol. 4. P. 183, pl. 1, fig. 2, 3.

Голотип: Кол. БИН 1181, обр. 11, Лено-Вилюйская впадина, р. Вилюй, т. 1323, верхняя часть тимердяхской свиты, турон-коньяк; Свешникова, 1967, табл. 1, фиг. 2, 3.

Holotype: Coll. BIN 1181, specimen 11, Lena-Vilyuy basin, Vilyuy River, site 1323, upper part of the Timmerdyakh Formation, Turonian-Coniacian; Sveshnikova, 1967, pl. 1, fig. 2, 3.

Описание. Тычиночные соцветия состоят из оси со спирально расположенными брактеями, в пазухах которых находятся тычиночные цветки. Брактеи плотные, кожистые, треугольно-эллиптической формы, ложковидно изогнутые, с закругленным основанием и суженной острой верхушкой. Размеры варьируют от 9 до 22 мм дл. и от 3 до 6 мм шир. Нижние брактеи в соцветии более мелкие и плотно прилегают друг к другу, средние самые крупные и более рыхлые, к верхушке размеры брактей постепенно уменьшаются. Вероятно, фертильными были только брактеи в средней части соцветий. На одно соцветие длиной 4—5 см приходится 9—15 брактей, расположенных на расстоянии 3—5 мм друг от друга. Брактеи могут отходить от оси под острым углом около 30° или почти под прямым углом. В первом случае брактеи налегают друг на друга и образуют плотное скученное собрание. Во втором случае брактеи широко расставлены и хорошо видны тычинки, находящиеся в пазухах брактей. Подобная изменчивость, вероятно, связана с различными стадиями цветения. Снаружи поверхность брактей имеет рельеф в виде тонкой продольной исчерченности. Эпидерма брактей состоит из ортогональных клеток, прямоугольных или трапециевидных, с прямыми антиклинальными стенками, 25—45 мкм дл. и 10—14 мкм шир., расположенных более или менее правильными рядами. Устьиц не обнаружено.

Число тычинок в пазухах брактей колеблется от 1 до 6. Эти цифры, вероятно, меньше действительных, что связано с не очень хорошей сохранностью материала. Никаких других элементов цветков в пазухах брактей не наблюдается. Пыльники узкоовальные, 1.5—2 мм дл., с узким связником без надсвязника. Тычиночные нити тонкие, также около 2 мм длины.

Материал и местонахождения. Лено-Вилюйская впадина, верхняя часть тимердяхской свиты, турон-коньяк. Кол. БИН 1181, Вилюй, т. 1323, обр. 11. Кол. БИН 1196, Вилюй, т. 39, обр. 1286—1290, 1317, 1690.

Alasia conophylla (Golovn.) Golovn. comb. nov.

Табл. I, *7—9*

Araucarites conophyllus Golovn., Головнёва Л. Б. Маастрихт-датские флоры Корякского нагорья // Тр. Бот. ин-та РАН. 1994. Вып. 13. с. 66, табл. 20, фиг. 9.

Araucarites conophyllus Golovn., Golovneva L. B. Maastrichtian-Danian floras of Koryak Upland // Proceedings of Komarov Botanical Institute. 1994. Vol. 13, p. 66, pl. 20, fig. 9.

Голотип: Кол. БИН 967, обр. 679, Корякское нагорье, средняя подсвита рарыткинской свиты, маастрихт; Головнёва, 1994а, табл. 20, фиг. 6.

Holotype: Coll. BIN 967, specimen 679, Koryak Upland, Rarytkin Ridge, the Rarytkin Formation, Maastrichtian; Golovneva, 1994a, pl. 20, fig. 6.

Описание. В коллекции представлена ось с несколькими черепитчато налегающими друг на друга кожистыми брактеями и несколько дисперсных брактей. На оси хорошо сохранились две брактеи овально-яйцевидной формы, с оттянутой острой верхушкой и суженным срезанным основанием 14—16 мм дл. и 5 мм шир. Тычинки не сохранились. Дисперсные брактеи более мелкие, вероятно, стерильные с концевых участков соцветий. Они более короткие, 6—8 мм дл. и 3—4 мм шир.

Сравнение. От *A. jacutensis* данный вид отличается формой брактей. У *A. jacutensis* они более узкие и постепенно сужаются к верхушке, которая имеет треугольную форму. У *A. conophylla* брактеи более широкие в верхней части, где резко сужаются в оттянутую острую верхушку.

Материал и местонахождения. Корякское нагорье, хр. Рарыткин, средняя подсвита рарыткинской свиты, маастрихт. Кол. БИН 967, обр. 679, 1407, 1408.

Alasia pojarkovae (Krassilov) Golovn. comb. nov.

Табл. II, *1—4*

Araucarites pojarkovae Krassilov, Красилов В. А. Цагаянская флора Амурской области. М.: Наука, 1976. с. 44, p. p., табл. 4, фиг. 1—5.

Araucarites pojarkovae Krassilov, Krassilov V. A. The Tsagayan flora of the Amur region, 1976, p. 44, p. p., pl. 4, fig. 1—5.

Голотип: Кол. БПИ 565, обр. 223, Зее-Буреинская впадина, верхняя подсвита цагаянской свиты, палеоцен; Красилов, 1976, табл. 4, фиг. 3.

Holotype: Coll. BSI 565, specimen 223, Amur region, the Tsagayan Formation, Danian; Krassilov, 1976, pl. 4, fig. 4.

Описание. Соцветия цилиндрические, суженные в основании и в верхней части, или узко-яйцевидные, 35—60 мм дл. и 15—25 мм в диам. Брактеи в количестве 12—23 расположены спирально, черепитчато налегая друг на друга, по форме широко-яйцевидные, со срезанным основанием и треугольной верхушкой со слегка оттянутым кончиком, 11—13 мм дл. и 10—11 мм шир. Поверхность брактей продольно исчерченная. Брактеи в основании и у верхушки соцветий меньшего размера и, видимо, были стерильными. Тычинки можно видеть только в пазухе дисперсных брактей.

Сравнение. От *A. jacutensis* и *A. conophylla* данный вид отличается более короткими и широкими брактеями.

Материал и местонахождения. Зее-Буреинская впадина, верхняя подсвита цагаянской свиты (включая кивдинские слои), палеоцен. Кол. БПИ, сборы В. А. Красилова, местонахождения в районе горы Белой и р. Дармакана, тт. 564а, 565, 569, 574, 575, обр. 565—218, 565—264, 565—223. Кол. БИН 1537, сборы

Л. Б. Головнёвой, окрестности Райчихинска, разрез «Пионер», кивдинские слои, 3 м выше угольного пласта «Верхний», обр. 44. Кол. ГИН, сборы Т. М. Кодрул, окрестности Райчихинска, разрез «Пионер», кивдинские слои, обр. PN4-81. Кол. ЦНИГР Музея 6363, сборы А. Н. Криштофовича, обр. 13. Кроме этого, несколько чешуй *Alasia* были изображены в различных работах по цагаянской флоре под другими названиями: *Coniferae* sp., Пояркова, 1939, с. 653, табл. 2, фиг. 17, рис. 5; *Taxospermum* sp., Криштофович, Байковская, 1966, с. 230, табл. 2, фиг. 4, 5; Cf. *Araucarites pojarkovae* Krassilov, Камаева, 1990, с. 35, табл. 8, фиг. 1, 2.

Как и остатки *Trochodendroides*, соцветия *Alasia* характеризуются широким распространением в верхнемеловых и палеогеновых отложениях Северного полушария. Наиболее древними являются находки *A. jacutensis* из турон-коньякских отложений тимердяхской свиты бассейна р. Вилюя (Якутия). Далее следуют *A. conophylla* из средней части рарыткинской свиты (поздний маастрихт) Корякского нагорья. На палеоцен приходится наибольшее число находок рода. Кроме цагаянской свиты Амурской обл. и формации Паскапу Канады остатки *Alasia* были обнаружены в отложениях напанской свиты на Камчатке (Л. Ю. Буданцев, устное сообщ.). Наиболее молодыми находками являются соцветия из эоценовых отложений местонахождения Republic, штат Вашингтон, США (Wehr, Manchester, 1996). В обоих последних местонахождениях остатки *Alasia* представляют собой группу дисперсных чешуй, перемешанных с дисперсными тычинками.

В дальнейшем число находок *Alasia* будет несомненно возрастать. В связи с этим встает вопрос об их морфологическом разнообразии и систематике. В настоящее время в меловых и палеогеновых отложениях известно несколько десятков видов листьев рода *Trochodendroides*. Плоды, соцветия и соплодия *Nyssidium*, которые встречаются вместе с листьями в разных местонахождениях, характеризуются различными размерами и формой листовок, что связано, вероятно, как с межвидовыми различиями, так и внутривидовой изменчивостью и различиями между разными стадиями созревания листовок. Однако почти все находки женских фруктификаций относят к одному сборному виду *Nyssidium arcticum* (Heer) Iljinsk. С одной стороны, это связано со значительной изменчивостью формы и размеров листовок даже в одном соплодии и в одном местонахождении, что делает сомнительным возможность различения видов на основе этих признаков. С другой стороны, число находок целых соплодий (или соцветий) хорошей сохранности очень невелико. Они известны из палеоценовых отложений цагаянской свиты Амурской обл. (Красилов, 1976), формации Reading Beds в Англии (Crane, 1984) и палеоценовой формации Паскапу в Канаде (Crane, Stockey, 1985). При их изучении были найдены некоторые отличия в общей морфологии и организации этих соплодий, которым авторы указанных работ придают не видовой, а родовой статус (неописанный род *Trochodendrocarpus* в Амурской обл., род *Nyssidium* в Англии, род *Joffrea* в Канаде). Не вдаваясь в подробности морфологического строения и систематики этих женских генеративных структур, необходимо только отметить, что если в целом принадлежность листьев *Trochodendroides* и соплодий типа *Nyssidium* одному растению почти не вызывает сомнений, то на видовом уровне проблемы морфологии и систематики этих структур еще далеки от разрешения.

Что касается мужских соцветий *Alasia*, то анализ существующих находок показал, что все они также характеризуются одинаковым планом строения и отличаются друг от друга размерами, а также формой брактей. Мужские соцветия *Alasia* sp. из палеоценовых отложений формации Паскапу в Канаде характеризуются небольшими размерами брактей (6—15 мм дл.). Брактеи широкие, не имеют оттянутой верхушки. Наибольшее сходство с ними имеют брактеи *A. pojarkovae* из цагаянской свиты: 11—13 мм дл. и 9—11 мм шир., яйцевидной формы с широким основанием и острой треугольной верхушкой. Соцветия *A. conophylla* и *A. jacutensis* характеризуются более крупными и удлиненными брактеями до 16—18 мм дл., при этом у *A. conophylla* верхушка резко сужена в оттянутый кончик, а у *A. jacutensis* сужается постепенно и имеет узко-треугольную форму.

Нужно отметить, что при этом сравнивались только фертильные брактеи из средней части соцветия. В действительности размеры и форма брактей варьируют внутри одного соцветия. Вблизи верхушки и у основания брактеи имеют меньшие размеры, чем в средней части и, вероятно, были стерильными. Эти брактеи обычно более короткие, чем фертильные. Если принимать во внимание весь спектр изменчивости размеров брактей в разных местонахождениях, то диапазоны изменчивости уже описанных видов будут значительно перекрываться. Различия разных видов по форме брактей тоже не велики и систематическая ценность этого признака, вероятно, будет убывать с ростом числа находок. Поскольку все описанные находки пока представляют собой неполные соцветия, не прикрепленные непосредственно к побегам, никаких различий в общей организации соцветий, числе и характере прикрепления тычинок, а также расположении соцветий на побегах пока выявлено не было, но не исключено, что такие отличия могут быть обнаружены в дальнейшем. Таким образом, анализ уже описанных находок показывает, что хотя соцветия *Alasia* из разных местонахождений характеризуются некоторым морфологическим разнообразием, попытки различения видов на основе морфологии и размеров брактей будут сталкиваться со значительными трудностями из-за малого разнообразия признаков и перекрывания диапазонов изменчивости у разных видов. Поэтому мы пока воздержимся от описания в качестве отдельных новых видов всех находок соцветия *Alasia*, которые пока не были описаны в составе других родов (как *Araucarites* или *Taxospermum*). Пока не будут накоплены более подробные сведения о строении этих соцветий и отдельных цветков, предлагается при описании новых находок употреблять только родовое название без видовых эпитетов (*Alasia* sp.).

Вопрос о принадлежности различных видов *Alasia* каким-либо конкретным видам *Trochodendroides* также не может быть решен, если только в местонахождении не присутствует один вид растения, который мог продуцировать эти листья и соцветия.

Строение соцветий *Alasia* из тимердяхской свиты позволяет сделать предположение относительно механизма опыления у этого рода. Кроме характерных для других местонахождений соцветий с плотно прилегающими к оси брактеями, в коллекции имеются экземпляры с широко расставленными брактеями, расположенными почти под прямым углом к оси. Как и *Cercidiphyllum*, эти растения, вероятно, были ветроопыляемыми. У *Cercidiphyllum* соцветие представляет собой сильно укороченную кисть (Swamy, Bailey, 1949). В начале цветения тычиночные нити короткие и тычинки защищены 2—3 почечными чешуями. Затем они значительно удлиняются до 2—3 см и этим достигается экспозиция пыльников для рассеивания пыльцы. У *Alasia* тычиночные нити были короткие и не удлинялись во время цветения. Перед цветением соцветие походило на плотную шишку, в которой тычинки были хорошо защищены плотно прилегающими кожистыми брактеями. Экспозиция тычинок для рассеивания пыльцы, вероятно, достигалась не за счет удлинения нитей во время цветения, а за счет некоторого удлинения оси соцветия и приподнимания брактей в положение, перпендикулярное оси (табл. I, *2*, *4*). Среди современных растений сходные механизмы удлинения оси соцветия и приподнимания брактей можно наблюдать, например, у многих березовых, в частности у представителей рода *Carpinus*.

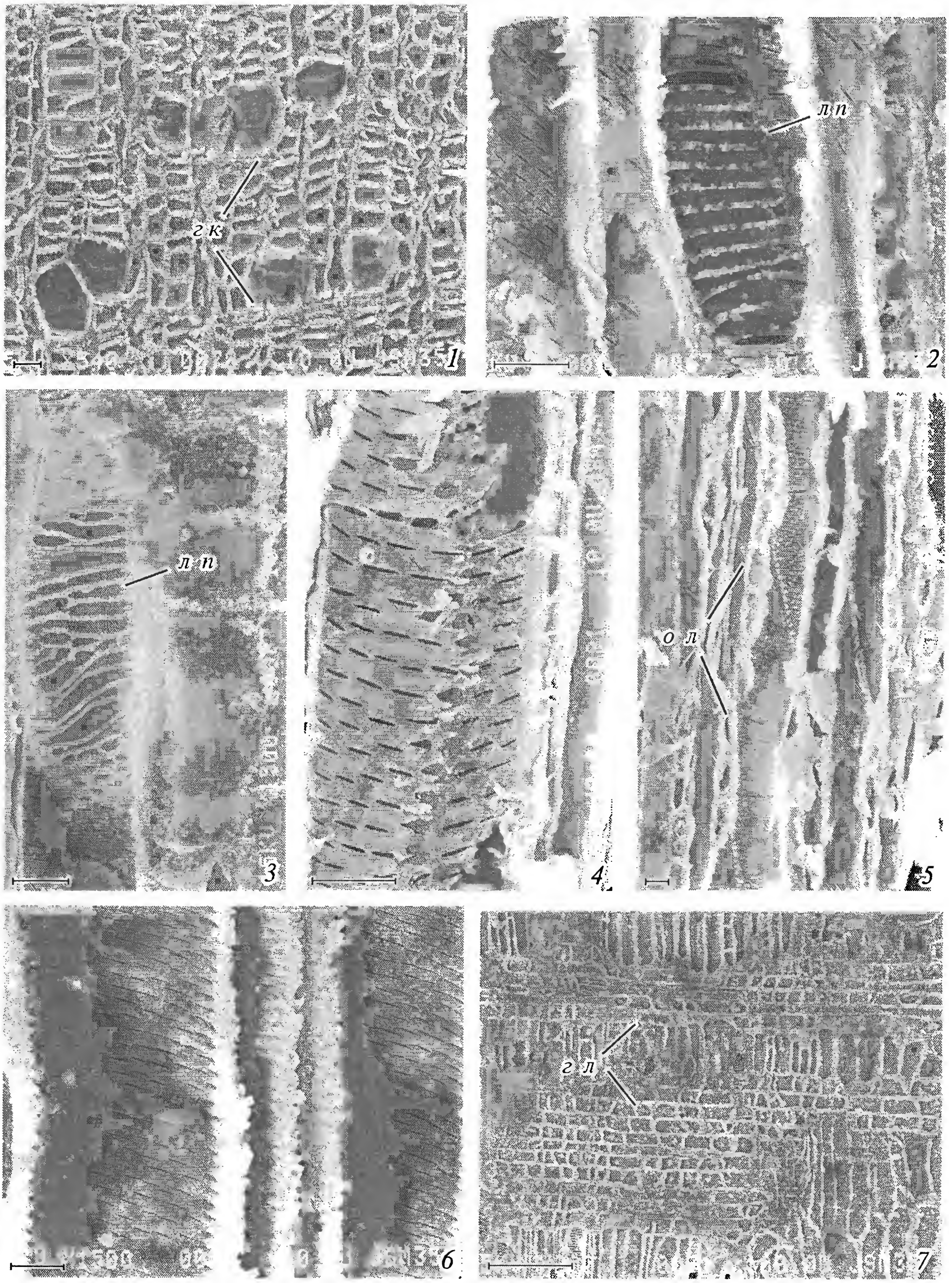


Таблица I. Структурные признаки дефинитивной ксилемы *Duschekia fruticosa* и *Betula exilis* (*2*, *6*, *7*) на Крайнем Севере России.

1 — рассеяннососудистая древесина с крупными просветами сосудов вдоль границы годичных колец (*г к*) (поперечный срез); *2* — лестничная перфорационная пластинка (*л п*) на радиальной стенке членика сосуда (радиальный срез); *3* — лестничная перфорационная пластинка (*л п*) с бифуркациями (радиальный срез); *4* — сближенная очередная межсосудистая поровость (радиальный срез); *5* — однорядные лучи (*о л*) (тангентальный срез), *6* — сомкнутая очередная межсосудистая поровость (радиальный срез); *7* — гетерогенный луч (*г л*) (радиальный срез). Масштабная линейка: *1*, *2*, *4*, *5*, *6* — 10 мкм; *3*, *7* — 100 мкм.

К с. 1864

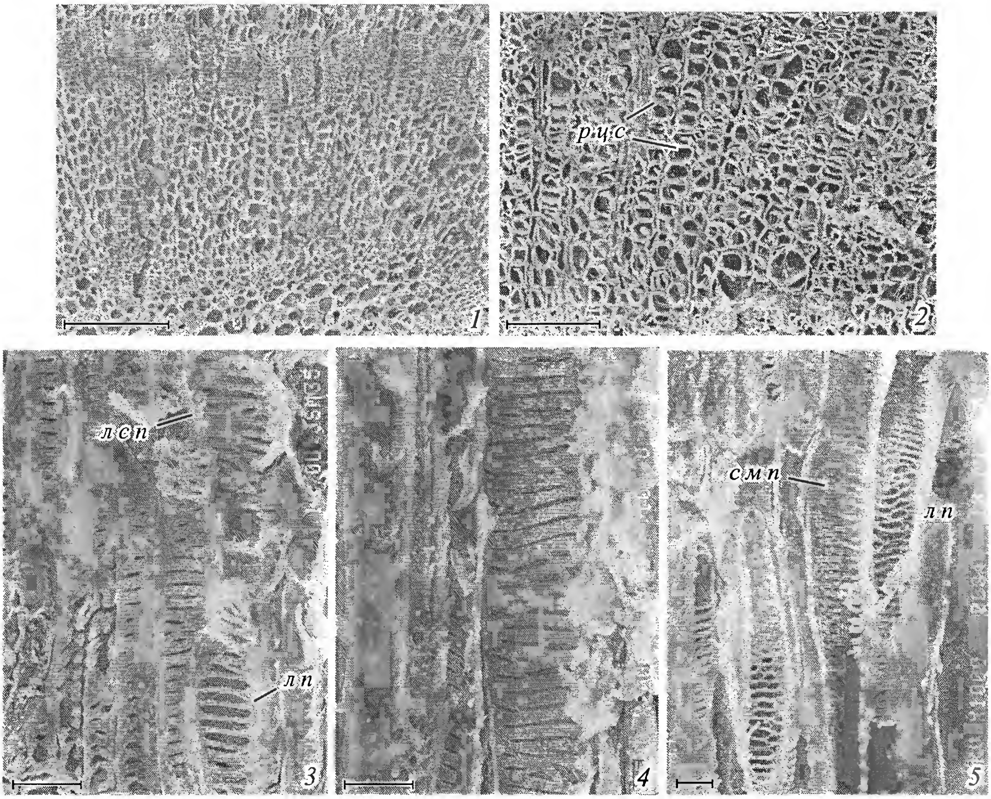


Таблица II. Структурные признаки ювенильной ксилемы *Duschekia fruticosa* (*1*, *3*—*5*) и *Betula exilis* (*2*) на Крайнем Севере России.

1 — граница годичного кольца, обозначенная толстостенными элементами поздней зоны в ювенильной ксилеме (поперечный срез); *2* — радиальные цепочки просветов сосудов (*р ц с*) в ювенильной ксилеме (поперечный срез); *3* — лестничная (*л п*) и лестнично-сетчатая (*л с п*) перфорационные пластинки в сосудах ювенильной ксилемы (радиальный срез); *4* — переходная межсосудистая поровость на боковой стенке членика сосуда в ювенильной ксилеме (радиальный срез); *5* — лестничная перфорационная пластинка (*л п*) с бифуркациями и смешанная межсосудистая поровость (*с м п*) в ювенильной ксилеме (радиальный срез). Масштабная линейка: *3*—*5* — 10 мкм, *1*, *2* — 100 мкм.

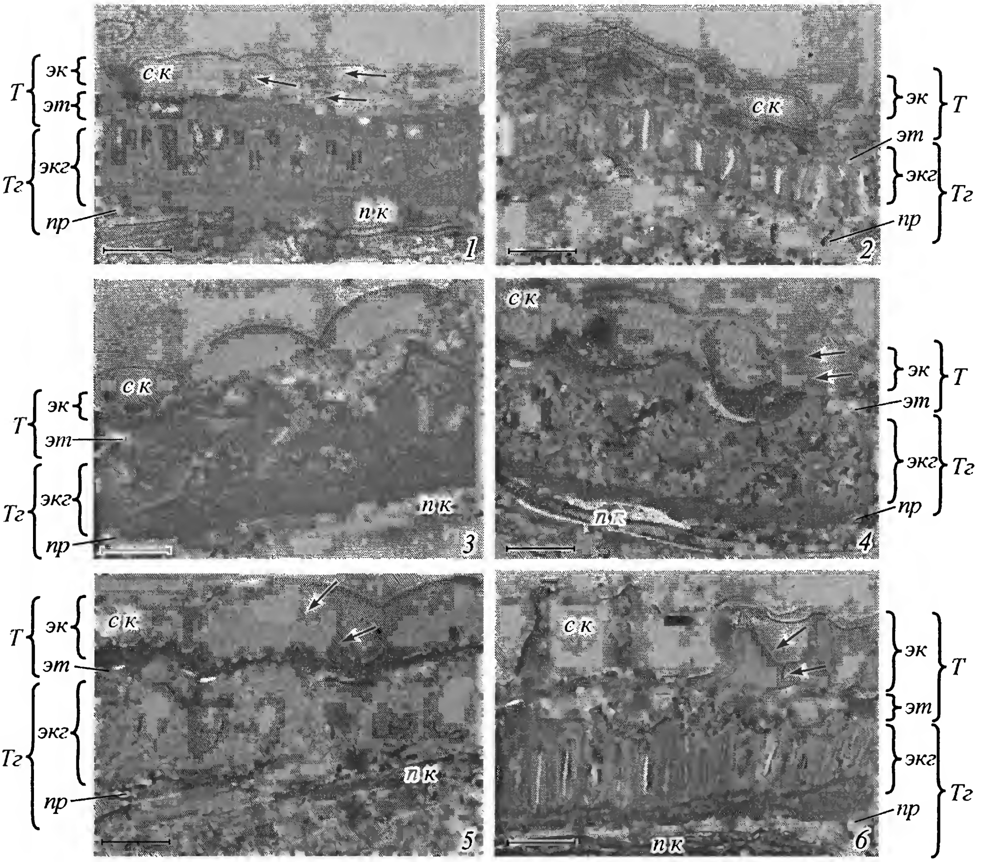


Таблица I. Поперечные срезы семенной кожуры некоторых видов рода *Linum*.

1 — *L. perenne*, *2* — *L. komarovii* subsp. *boreale*, *3* — *L. flavum*, *4* — *L. ucranicum*, *5* — *L. nodiflorum*, *6* — *L. hirsutum*. *пр* — слой паренхимных клеток, *п к* — слой пигментных клеток, *с к* — слизевые клетки, *Т* — теста, *Тг* — тегмен, *эк* — экзотеста, *экг* — экзотегмен, *эт* — эндотеста. Стрелкой обозначены слои слизи. Масштабные линейки: 50 мкм.

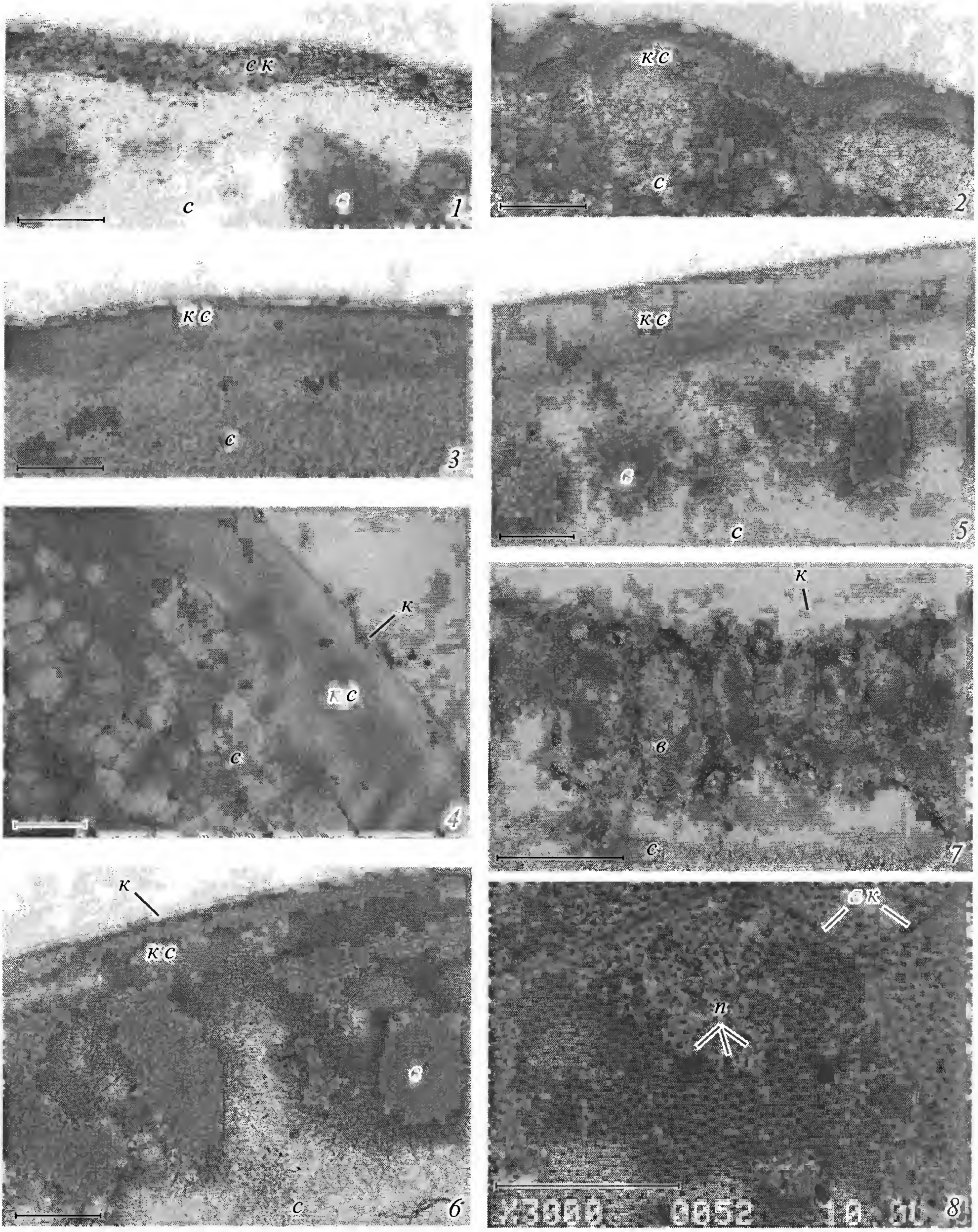


Таблица II. Наружная клеточная стенка слизепроизводящих клеток некоторых видов рода *Linum*.

1 — *L. squamulosum*; *2* — *L. komarovii* subsp. *boreale*; *3* — *L. flavum*; *4*, *5* — *L. ucranicum*; *6* — *L. nodiflorum*; *7*, *8* — *L. hirsutum*. *а к* — антиклинальная клеточная стенка, *в* — выросты наружной клеточной стенки, *к* — кутикула, *к с* — наружная клеточная стенка, *п* — пора, *с* — слизь. Масштабные линейки, мкм: *1*, *3*, *4*, *6* — 0.5; *2*, *5*, *7* — 1; *8* — 10.

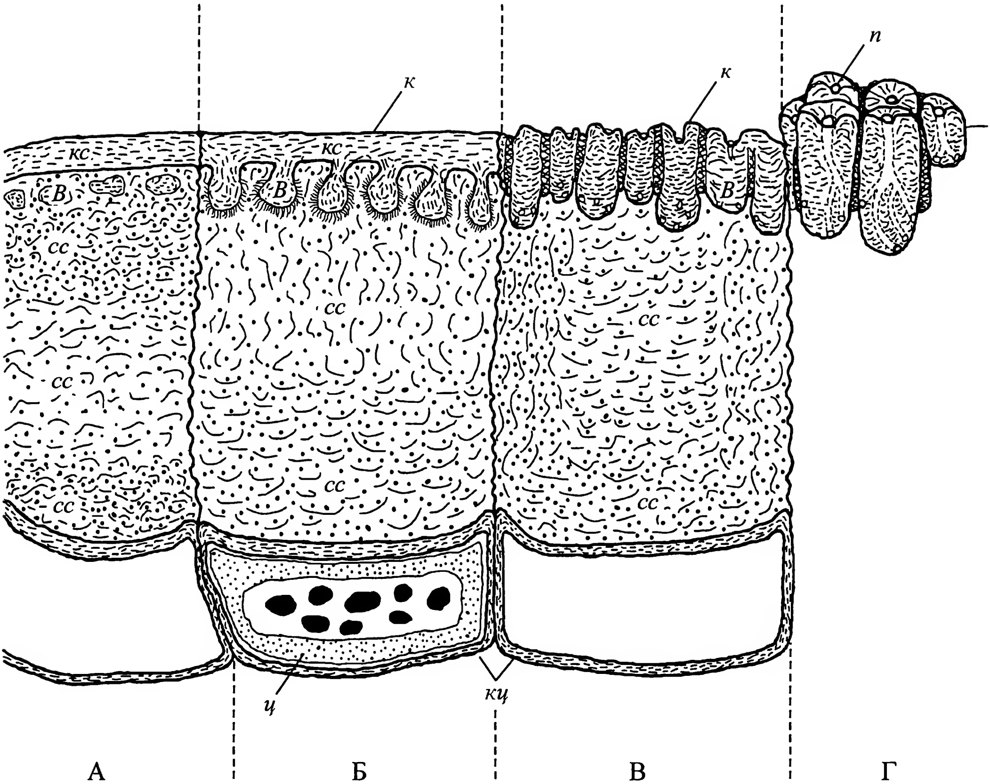


Таблица III. Схема строения тесты некоторых видов рода *Linum*.

А — *L. perenne*, Б — *L. nodiflorum*, В — *L. hirsutum*, Г — фрагмент строения наружной клеточной стенки клетки экзотесты *L. hirsutum*. Обозначения, как на табл. I и II.

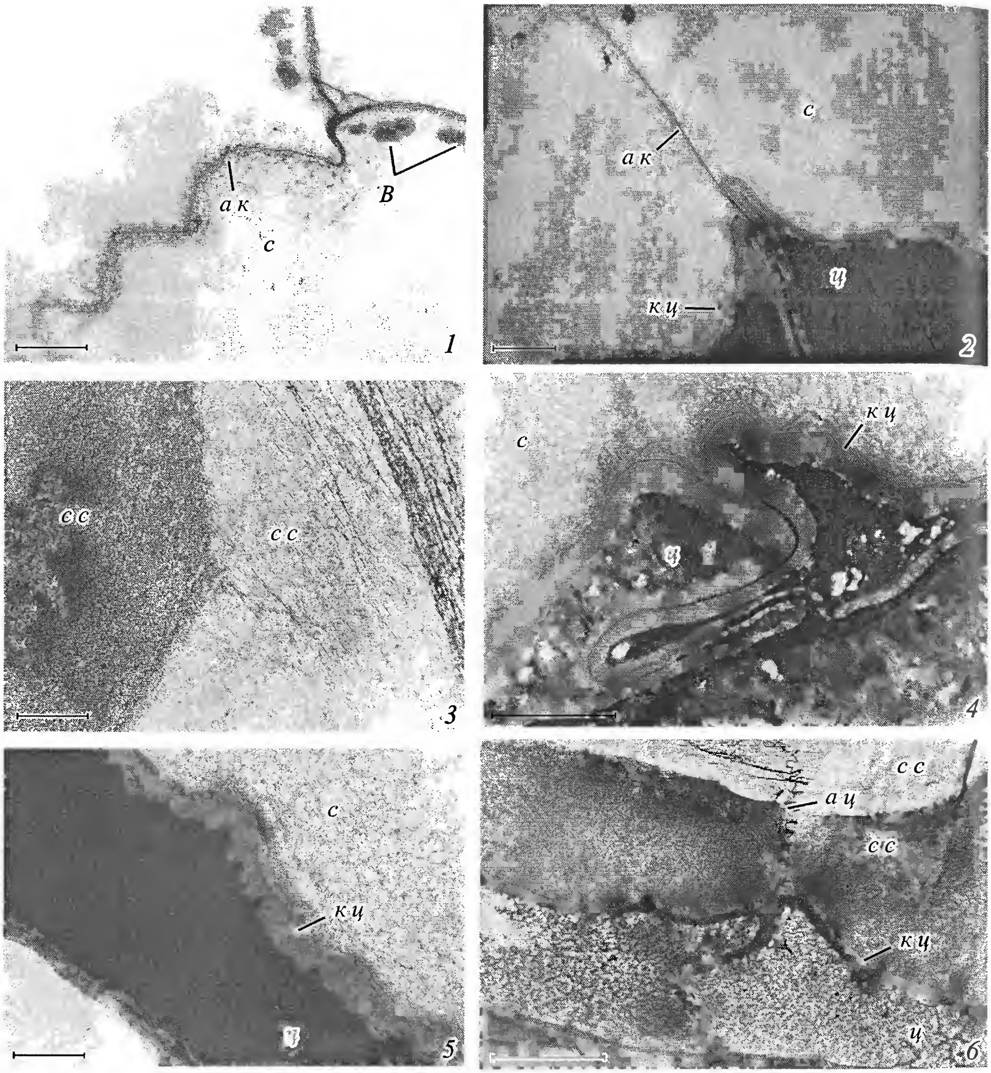


Таблица IV. Фрагменты слизепроизводящих клеток некоторых видов рода *Linum*.

1 — *L. squamulosum*, *2* — *L. nodiflorum*, *3* — *L. hirsutum*, *4* — *L. perenne*, *5* — *L. flavum*, *6* — *L. hirsutum*. *с с* — слои слизи; *к ц* — клеточная стенка, окружающая цитоплазму слизевой клетки; *ц* — остатки цитоплазмы. Остальные обозначения, как на табл. II. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2*, *3*, *5* — 1; *4* — 2.5; *6* — 5.

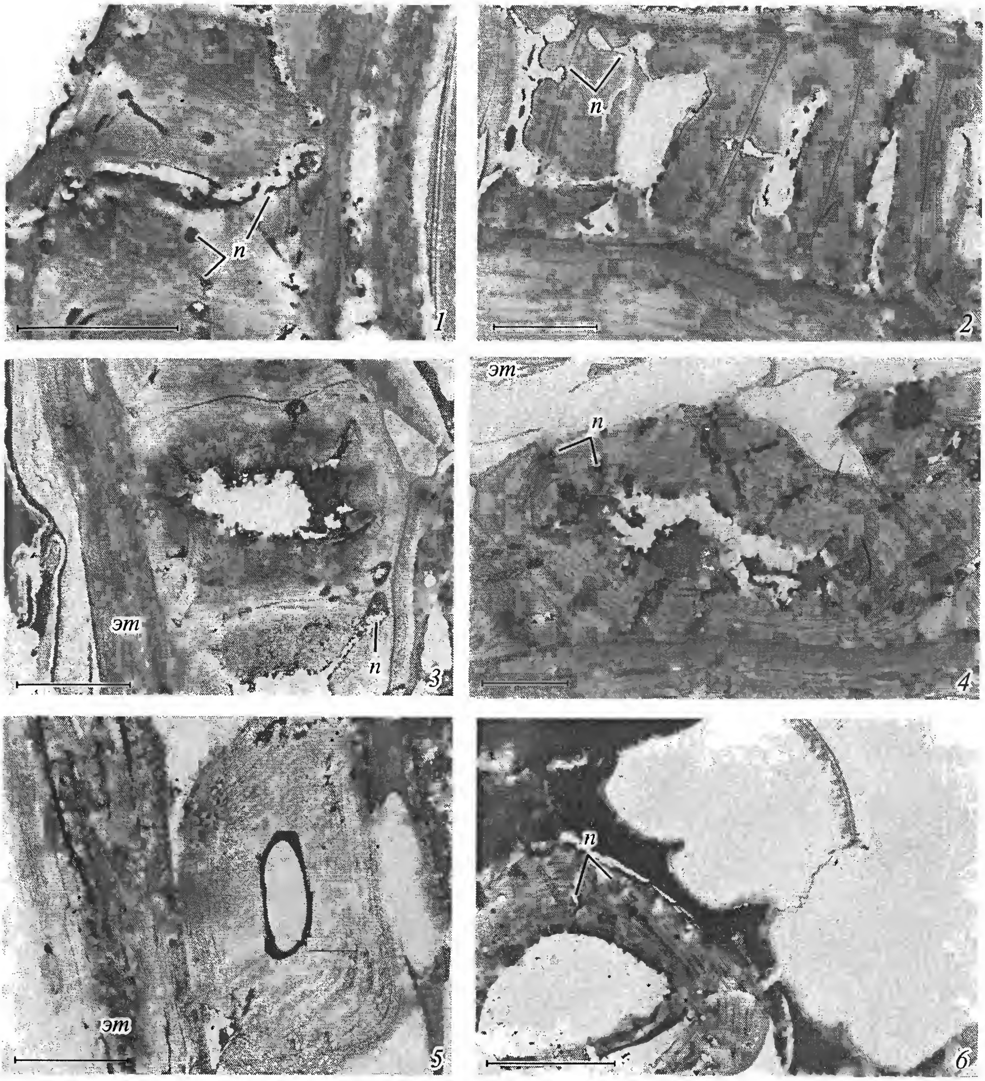


Таблица V. Клетки экзотегмена некоторых видов рода *Linum*.

1 — *L. perenne*, *2* — *L. komarovii* subsp. *boreale*, *3* — *L. squamulosum*, *4* — *L. flavum*, *5* — *L. hirsutum*, *6* — *L. nodiflorum*. Обозначения, как на табл. I и II. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2*, *3*, *5* —5; *4*, *6* — 10.

К ст. А. Е. Васильева, с. 1885

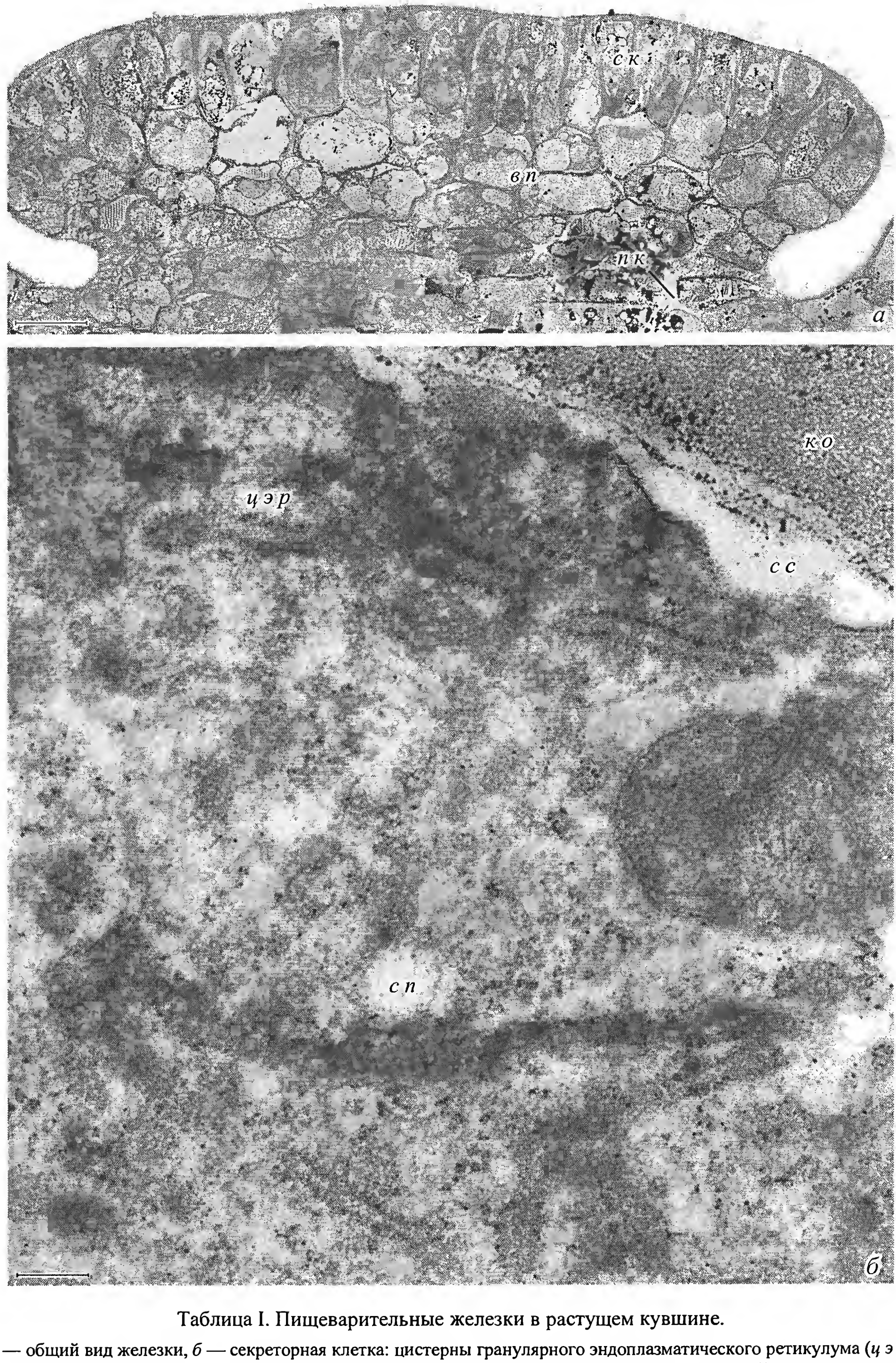


Таблица I. Пищеварительные железки в растущем кувшине.

а — общий вид железки, *б* — секреторная клетка: цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума (*ц э р*) и слизевой слой (*с с*). *в п* — выполняющая паренхима, *к о* — клеточная оболочка, *п к* — поясок Каспари, *с к* — секреторные клетки, *с п* — слизевой пузырек. Масштабные линейки, мкм: *а* — 20, *б* — 0.25.

К с. 188б

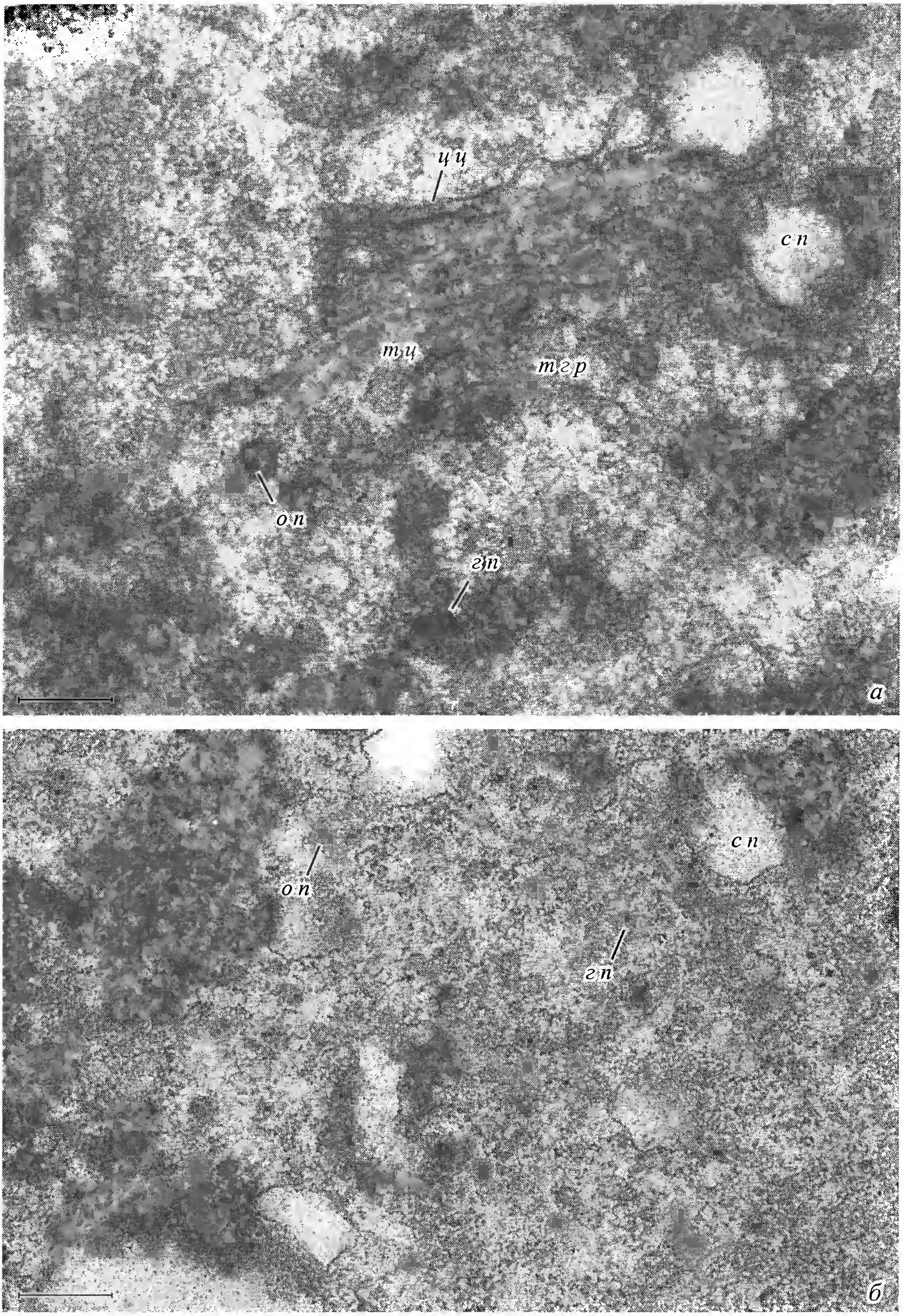


Таблица II. Тельце Гольджи (*а*) и секреторные пузырьки (*б*) в секреторных клетках железок растущего кувшина.

г п — гладкий пузырек, *о п* — окаймленный пузырек, *с п* — слизевой пузырек, *т г р* — транс-Гольджи ретикулум, *т ц* — транс-цистерна тельца Гольджи, *ц ц* — цис-цистерна. Масштабные линейки, мкм: *а* — 0.15, *б* — 0.25.

К с. 1886

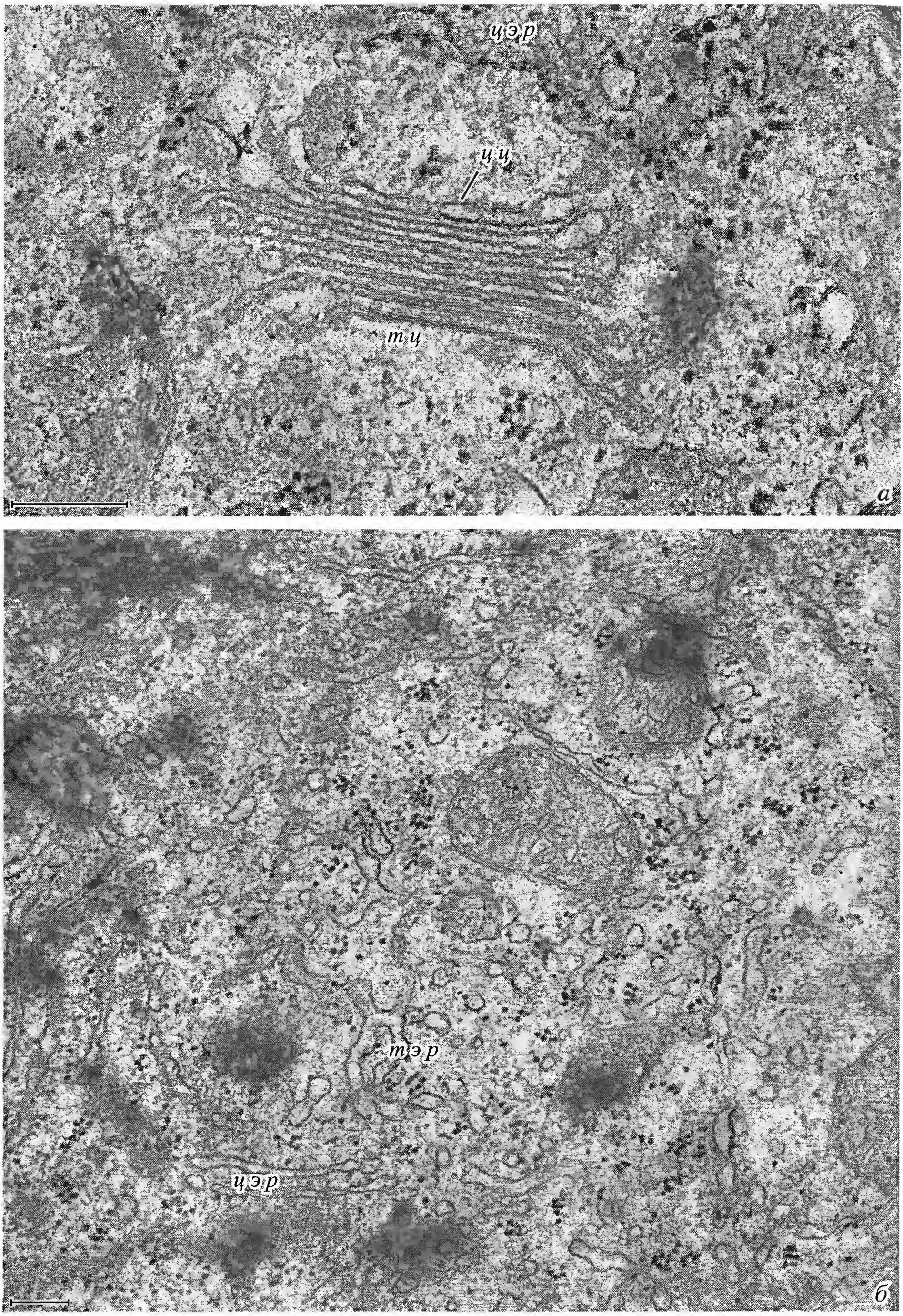


Таблица III. Тельце Гольджи (*а*) и эндоплазматический ретикулум (*б*) в закончившем рост кувшине.
т э р — трубчатый агранулярный эндоплазматический ретикулум; остальные обозначения те же, что и в табл. I и II. Масштабные линейки, мкм: *а*, *б* — 0.25.

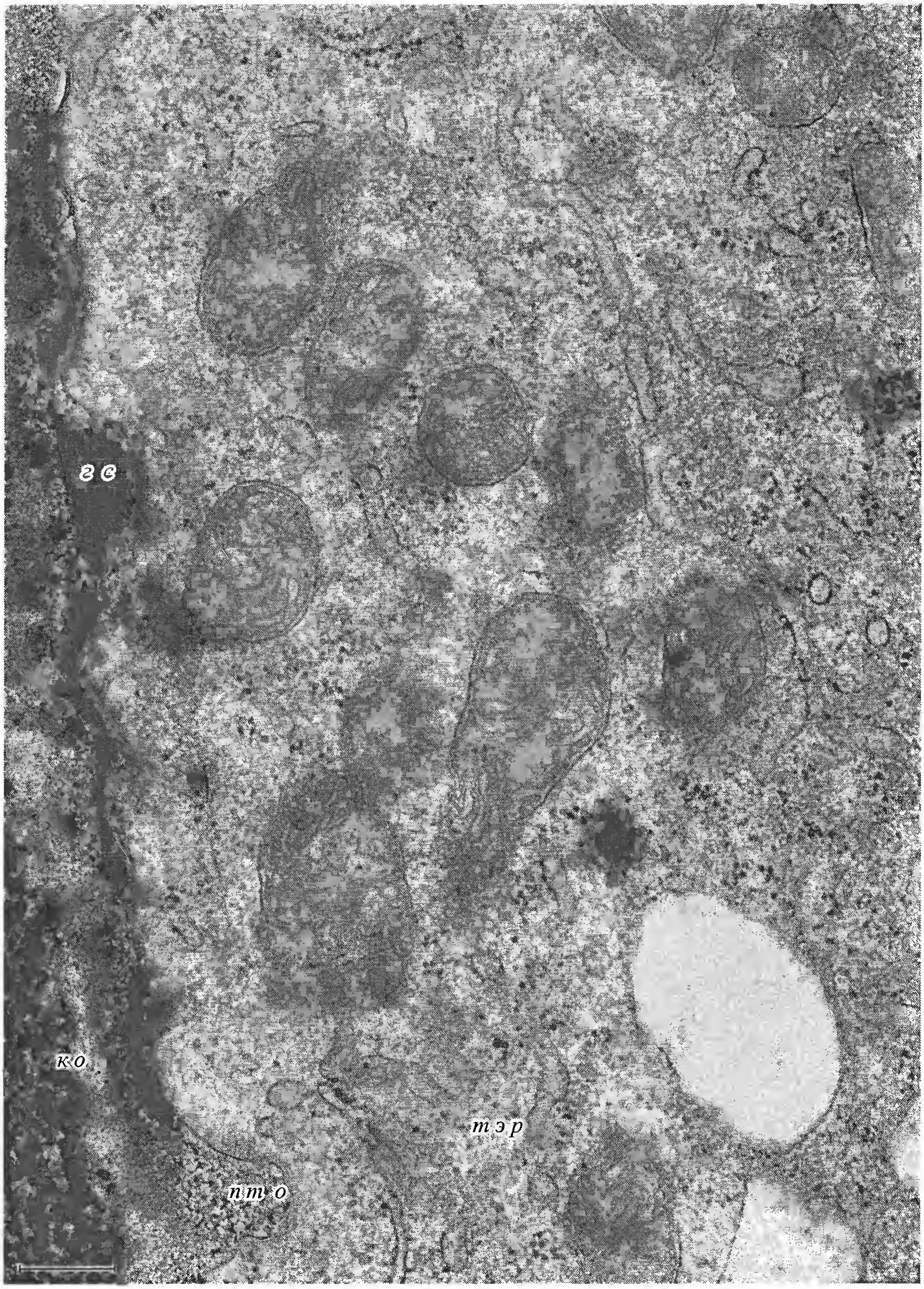


Таблица IV. Трубчатый агранулярный эндоплазматический ретикулум (*т э р*), протуберанец оболочки (*пт о*) и гомогенный секрет (*г с*) в периплазме клетки железки давно открытого кувшина.

Масштабная линейка — 0.25 мкм.

К ст. Л. Б. Головнёвой, с. 1901

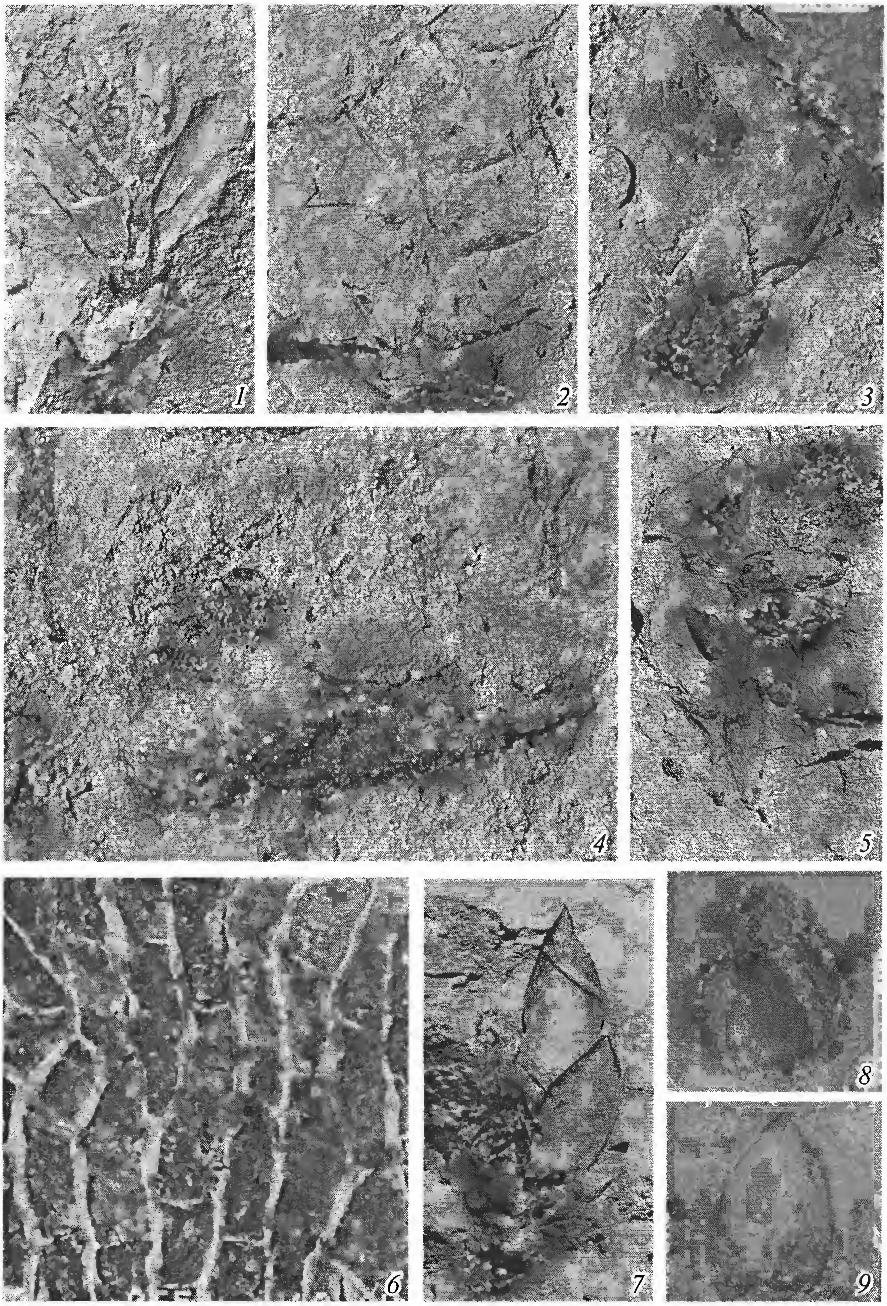


Таблица I. Тычиночные соцветия *Alasia jacutensis* (Sveshn.) Golovn., Лено-Вилюйская впадина, верхняя часть тимердяхской свиты, турон-коньяк, кол. БИН № 1196 (*1—6*); тычиночные соцветия *Alasia conophylla* (Golovn.) Golovn., Корякское нагорье, хр. Рарыткин, рарыткинская свита, подний маастрихт — даний, кол. БИН 967 (*7—9*).

1 — обр. 1291, ×1; *2* — соцветие с раскрытыми брактеями, в пазухах которых видны собрания тычинок, обр. 1290, ×1; *4* — то же образец, одна брактея с тычинками, ×4, 5; *3* — обр. 1690, ×2; *5* — обр. 1288, ×1, 5; *6* — эпидерма брактеи, обр. 1286, СЭМ, ×960; *7* — ось соцветия с двумя брактеями, обр. 679, ×1, 5; *8*, *9* — отдельные брактеи, ×4; *8* — обр. 1408, *9* — обр. 1407.

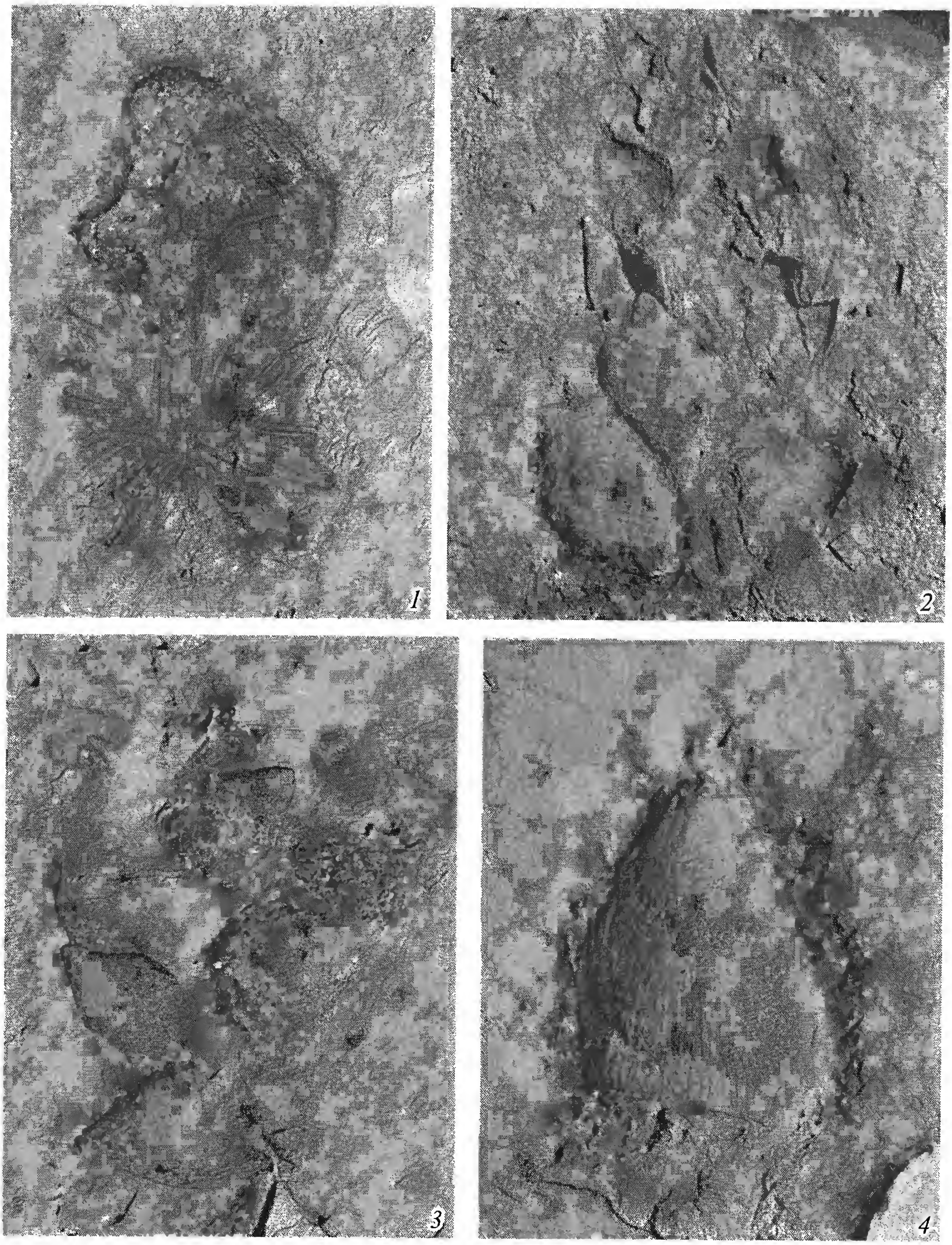


Таблица II. Тычиночные соцветия *Alasia pojarkovae* (Krassilov) Golovn., Зее-Буреинская впадина, цагаянская свита, палеоцен.

1 — отдельная брактея с тычинками в основании, кол. БИН 1537, обр, 44, ×6; *2* — соцветие, кол. БПИ, обр. 565—223, голотип, ×2; *3* — соцветие, кол. ГИН, обр. PN4—81, ×2; *4* — отдельная брактея, кол. ЦНИГР 6363, обр. 13, ×6.

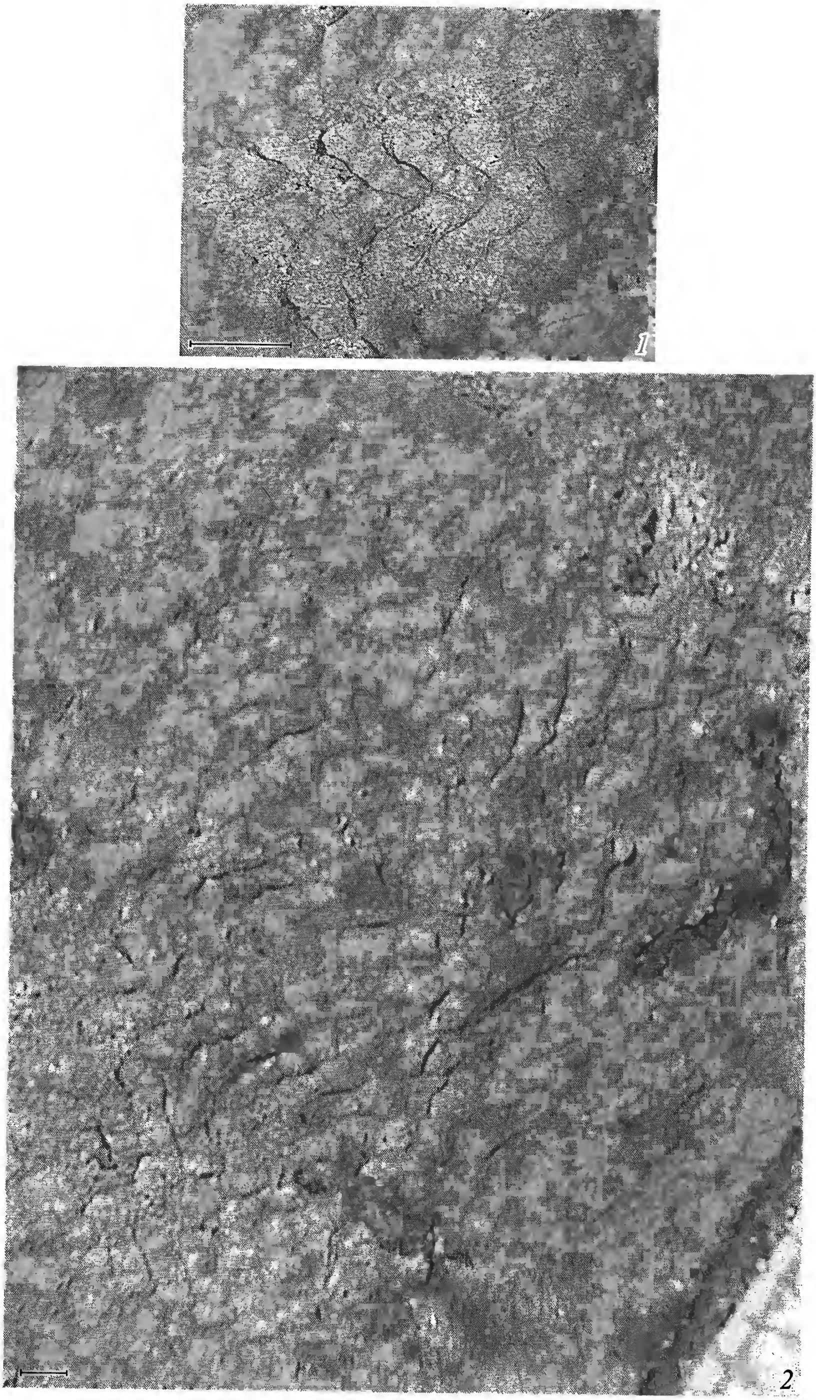


Таблица I. *Lepidopteris archaica*.

Экземпляр № 27-2/1851 (БИН РАН). Субкрустация филлодия. Местонахождение Вязовка. *1* — рахис последнего порядка, *2* — общий вид субкрустации (представляющая иллюстрация голотипа). Масштабные линейки, мм: *1* — 2; *2* — 1.

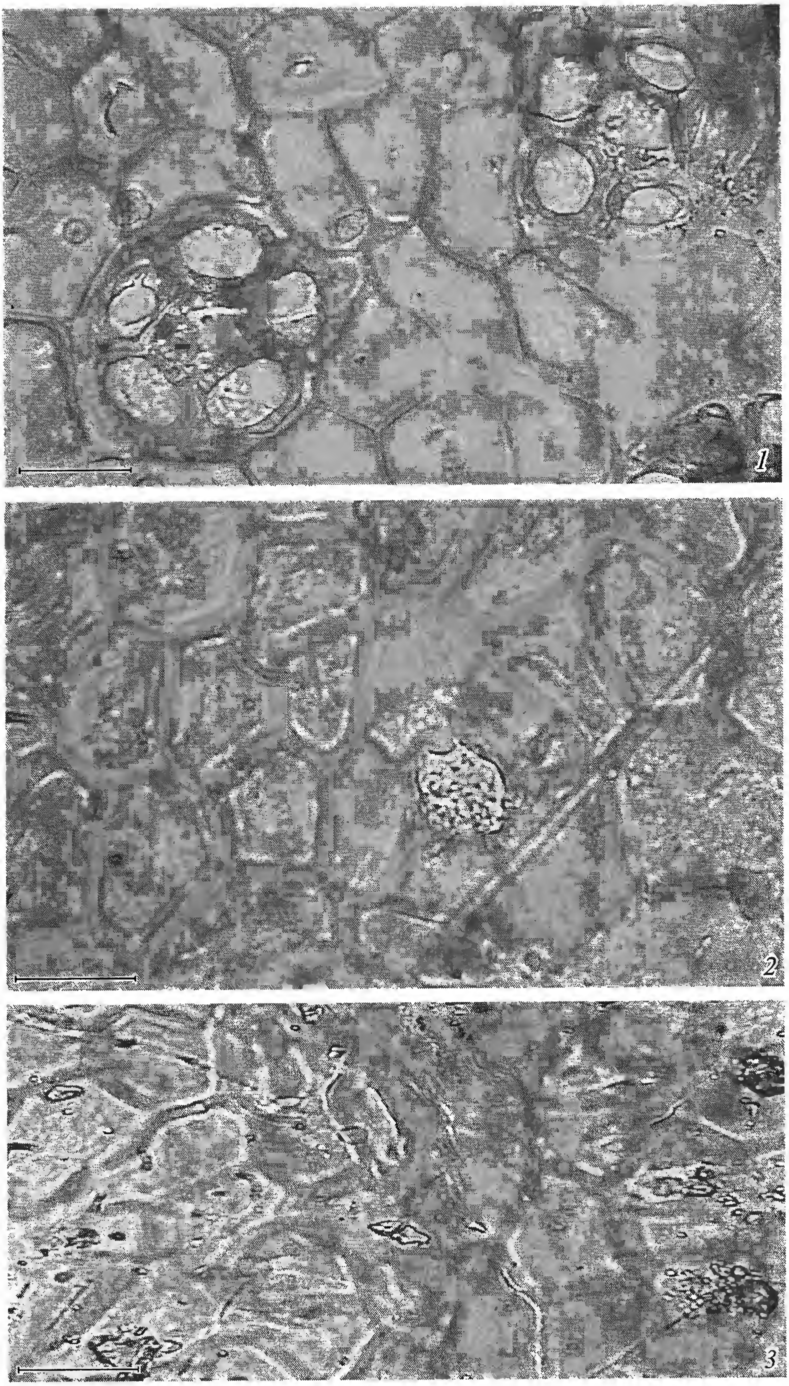


Таблица II. *Lepidopteris archaica.*

Кутикула в световом микроскопе. Местонахождение Вязовка. *1* — два устьица с перфорированными побочными клетками, препарат № 27А-2/1851 (БИН РАН); *2* — устьице и покровные клетки с кольцевыми утолщениями периклинальных стенок, препарат № 27-2/1851 (БИН РАН), пункт 2; *3* — шов между двумя бугорками, препарат № 27-2/1851 (БИН РАН), пункт 1. Масштабные линейки: 20 мкм.

К с. 1909

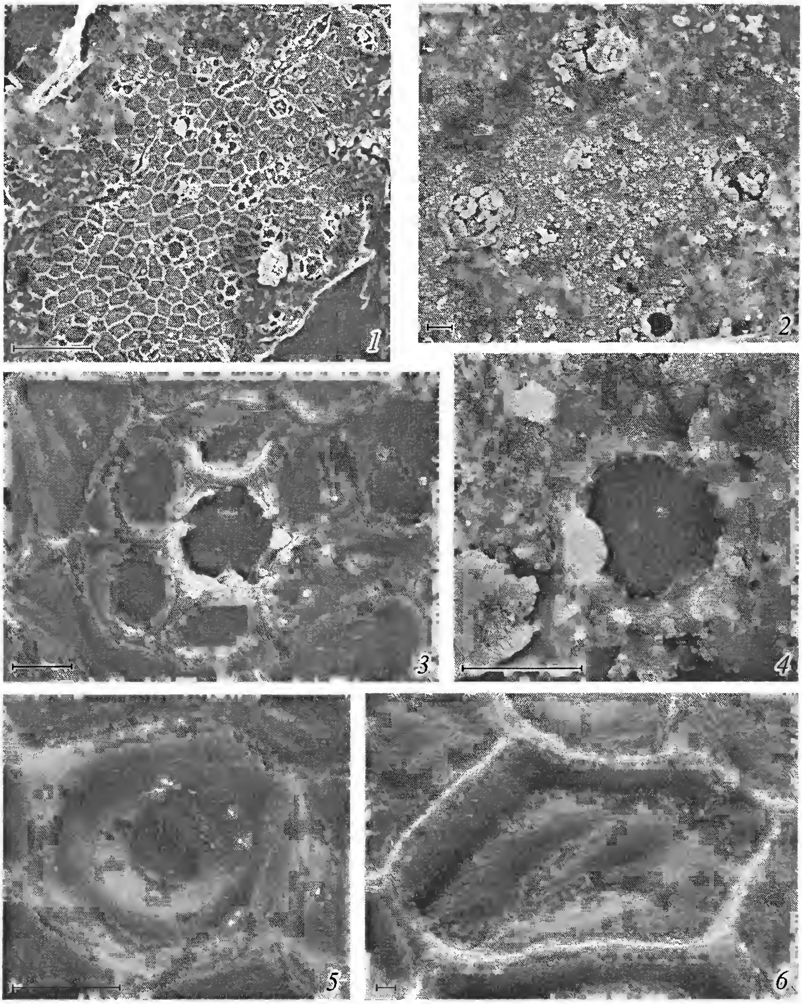


Таблица III. *Lepidopteris archaica.*

Экземпляр № 27-2/1851 (БИН РАН). Кутикула в сканирующем электронном микроскопе. Местонахождение Вязовка. *1* — кутикула с внутренней стороны, *2* — кутикула с 4 устьицами с внешней стороны, *3* — устьице с внутренней стороны, *4* — устьице с 2 папиллами с внешней стороны, *5* — клетка с кольцевым утолщением периклинальной стенки, *6* — клетка с кольцеобразным утолщением и щелевидным «просветом» на периклинальной стенке. Масштабные линейки, мкм: *1* — 100; *2*—*5* — 10; *6* — 1.

Благодарности

Автор выражает признательность Т. М. Кодрул и Е. В. Бугдаевой за возможность изучения образцов из цагаянской свиты из коллекций Геологического института РАН и Биолого-почвенного института ДВНЦ РАН.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-49522).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев Л. Ю. Позднемеловая флора Вилюйской впадины // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 1. С. 3—16.

Буданцев Л. Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л., 1983. 156 с.

Буданцев Л. Ю., Мохов Е. Р. Морфологическая изменчивость листьев и таксономия рода *Trochodendroides* в раннеэоценовой флоре Западной Камчатки // Проблемы палеоботаники. Л., 1986. С. 19—27.

Герман А. Б., Лебедев Е. Л. Стратиграфия и флора меловых отложений Северо-Западной Камчатки. М., 1991. 161 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 468).

Герман А. Б., Щепетов С. В. Новый вид *Macclintockia* (покрытосеменные) из верхнего мела Северо-Востока России и его стратиграфическое значение // Палеонтол. журн. 1997. № 2. С. 69—76.

Головнёва Л. Б. Новые виды рода *Trochodendroides* (*Cercidiphyllaceae*) из позднемеловых отложений Корякского нагорья // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 427—436.

Головнёва Л. Б. Маастрихт-датские флоры Корякского нагорья // Тр. Бот. ин-та РАН. 1994. Вып. 13. 147 с.

Ильинская И. А. *Prototrochodendroides* Budants. et Kiritchk. // Ископаемые цветковые растения СССР (ред. А. Л. Тахтаджян). Л., 1974а. Т. 1. С. 107—109.

Ильинская И. А. *Trochodendrales* // Ископаемые цветковые растения СССР (ред. А. Л. Тахтаджян). Л., 1974б. Т. 1. С. 112—115.

Ильинская И. А. *Trochodendroides* Berry // Ископаемые цветковые растения СССР (ред. А. Л. Тахтаджян). Л., 1974в. Т. 1. С. 115—123.

Ильинская И. А. *Nyssidium* Heer // Ископаемые цветковые растения СССР (ред. А. Л. Тахтаджян). Л., 1974 г. Т. 1. С. 123—124.

Ильинская И. А. *Cercidiphyllum* Siebold et Zucc. // Ископаемые цветковые растения СССР (ред. А. Л. Тахтаджян). Л., 1974д. Т. 1. С. 124—128.

Красилов В. А. Цагаянская флора Амурской области. М., 1976. 92 с.

Самылина В. А. Покрытосеменные из нижнемеловых отложений Колымы // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 3. С. 335—352.

Свешникова И. Н. Позднемеловые хвойные Советского Союза. I. Ископаемые хвойные Вилюйской синеклизы // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1967. Сер. 8. Вып. 4. С. 177—204.

Филиппова Г. Г., Абрамова Л. Н. Позднемеловая флора Северо-Востока России. М., 1993. 348 с.

Bell W. A. Lower Cretaceous floras of Western Canada // Mem. Can. Geol. Surv. 1956. Vol. 285. P. 1—331.

Berry E. W. The flora of the Woodbine Sand at Arthurs Bluff, Texas // U. S. Geol. Surv. Prof. Paper. 1922. Vol. 129—G. P. 153—192.

Brown R. W. Fossil leaves, fruits, and seeds of *Cercidiphyllaceae* // J. Paleontol. 1939. Vol. 13. P. 485—499.

Chandrasekharam A. Megafossil flora from the Genessee locality, Alberta, Canada // Palaeontographica. 1974. Abt. B. Vol. 147. P. 1—41.

Christophel D. C. Fossil flora of the Smoky Tower locality, Alberta, Canada // Palaeontographica. 1976. Abt. B. Vol. 157. P. 1—43.

Crane P. R. A re-evaluation of *Cercidiphyllum*-like plant fossils from the British early Tertiary // Bot. J. Linn. Soc. 1984. Vol. 89. P. 199—230.

Crane P. R., Stockey R. A. Growth and reproductive biology of *Joffrea speirsii* gen. et sp. nov., a *Cercidiphyllum*-like plant from the Late Paleocene of Alberta, Canada // Can. J. Bot. 1985. Vol. 63. N 2. P. 340—364.

Heer O. Beiträge zur fossilen Flora Spitzbergens // Kongl. Svenska Vetensk. Avad. Handl. 1876. Bd 14. N 6. S. 1—141.

Jähnichen H., Mai D. H., Walther H. Blätter und Früchte von *Cercidiphyllum* Siebold et Zuccarini im mitteleuropaischen Tertiar // Schriftenr. Geol. Wiss. Berlin. 1980. Bd 16. S. 357—399.

Manchester S. R., Meyer H. W. Oligocene fossil plants of the John Day Formation, Fossil, Oregon // Oregon Geol. 1987. Vol. 49. P. 115—127.

Swamy B. G. L., Bailey I. W. The morphology and relationships of *Cercidiphyllum* // J. Arnold Arbor. 1949. Vol. 30. P. 187—210.

Tanai T. The revision of the so-called «*Cercidiphyllum*» leaves from the Paleocene of north Japan // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. 4. 1981. Vol. 19. P. 451—484.

Wehr W. C., Manchester S. R. Paleobotanical significance of Eocene flowers, fruits and seeds from Republic, Washington // Washington Geology. 1996. Vol. 24. N 2. P. 25—27.

SUMMARY

Alasia gen. nov. is erected for staminate inflorescences, that are composed of axis and helically arranged 10—20 coriaceous bracts, with numerous stamens in their axils. The new genus includes three species: *Alasia jacutensis* (Sveshn.) Golovn., comb. nov., from the Turonian-Coniacian of the Lena-Vylyuy basin, *Alasia conophylla* (Golovn.) Golovn., comb. nov., from the Maastrichtian of the Koryak Upland, and *Alasia pojarkovae* (Krassilov) Golovn., comb. nov., from the early Palaeocene of Amur region. All these findings were previously described as *Araucarites* shoots. The morphological diversity, variability and value of different characters for distinction of species are discussed. These inflorescences are associated with leaves of the genus *Trochodendroides*, and are similar to inflorescences of extant *Cercidiphyllum*. The fossil material allows to suppose that anthers exposition for pollination was different from that of *Cercidiphyllum* and was reached in the result of inflorescence axis elongation and elevating of bract in the position almost normal to the axis.

УДК 561.43 : 551.736.3 (471.0) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 12

© А. В. Гоманьков

НОВЫЙ ВИД РОДА *LEPIDOPTERIS* (*PELTASPERMACEAE*, *PELTASPERMALES*) ИЗ ВЕРХНЕПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ

A. V. GOMANKOV. A NEW SPECIES OF *LEPIDOPTERIS* (*PELTASPERMACEAE*, *PELTASPERMALES*) FROM THE UPPER PERMIAN OF THE RUSSIAN PLATFORM

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812)234-34-12
E-mail: gomankov@mail.ru
Поступила 11.05.2006

По остаткам перистых филлодиев описывается новый вид *Lepidopteris archaica* sp. nov., вероятно, древнейший вид рода, распространенного в перми и триасе. Предполагается, что перышки *Lepidopteris* суть производные бугорков, во множестве покрывавших филлодии *L. archaica* и сохранившихся на рахисах у более поздних видов. Таким образом, сложноперистые «листья» *Lepidopteris* на самом деле представляют собой филлодии, чем и объясняется их своеобразие в контексте общей эволюции листа у представителей сем. *Peltaspermaceae*.

Ключевые слова: *Lepidopteris*, пельтаспермовые, лист, филлодий, татарский ярус.

Род *Lepidopteris* ввел W. P. Schimper (1869) для обозначения остатков перистых папоротникоподобных листьев из верхнего триаса Германии. В дальнейшем T. M. Harris (1932) показал, что растения с листвой *Lepidopteris* были голосеменными — они обладали своеобразными семеносными органами пельтатной формы, описанными под родовым названием *Peltaspermum*. H. H. Thomas (1933) предложил выделить эти растения в сем. *Peltaspermaceae*. Позже в результате накопления данных об их разнообразии и родственных связях в систематику голосеменных был введен порядок *Peltaspermales*, который в настоящее время включает 4 семейства, Виды рода *Lepidopteris*

Вид	Источник первоописания	Возраст	Географическое распространение
L. arctica Mogutcheva	Могучева, 1984	Пермо-триас	Восточная Сибирь
L. brevipninnata Maegd.	Mägdefrau, 1953	Поздний триас	Германия
L. elegans (Brick) Sixtel	Брик, 1941; Сикстель, 1960	» »	Средняя Азия
L. evidens Kirichk. et Chramova	Киричкова, Храмова, 1980	Средний-поздний триас	Приуралье, Восточный Урал
L. ferganensis (Sixtel) Dobruskina	Сикстель, 1962; Добрускина, 1975	То же	Средняя Азия
L. haizeri Dobruskina	Добрускина, 1980	» »	Приуралье
L. heterolateralis Dobruskina	Добрускина, 1980	» »	»
L. indica Bose et Srivastava	Bose, Srivastava, 1970—1972	Ранний триас	Индия
L. laevis Chramova	Храмова, 1977	Средний-поздний триас	Приуралье
L. madagaskariensis Townrow	Townrow, 1956	То же	Мадагаскар
L. martinsii (Kurtze) Townrow	Kurtze, 1839; Townrow, 1960	Поздняя пермь	Западная Европа, Средняя Азия
L. microcellularis Dobruskina	Добрускина, 1980	Средний-поздний триас	Приуралье
L. ottonis (Goepp.) Schimp.	Goeppert, 1836; Schimper, 1869	Поздний триас	Западная Европа, Гренландия, Китай
L. parvula Sixtel	Сикстель, 1962	Средний-поздний триас	Средняя Азия
L. remota (Brick) Dobruskina	Брик, 1952; Добрускина, 1980	То же	Приуралье
L. stormbergensis (Sew.) Townrow	Townrow, 1956	Ранний-средний триас	Южная Африка, Австралия, Аргентина
L. stuttgartiensis (Jaeger) Schimp.	Jaeger, 1827; Schimper, 1869	Поздний триас	Германия, Донбасс
L. toretziensis Stanislavsky	Станиславский, 1976	» »	Донбасс, Предкавказье, Иран
L. tuaevii Kirichk. et Chramova	Киричкова, Храмова, 1980	Средний-поздний триас	Восточний Урал

известные по разнообразным и морфологически разнородным остаткам: вегетативным листьям, мужским и женским органам размножения, семенам, пыльце (Мейен, 1992). Хотя максимальное обилие и разнообразие остатков растений порядка *Peltaspermales* наблюдается в перми европейской части России (Гоманьков, Мейен, 1986), род *Lepidopteris* является преимущественно триасовым. В настоящее время известно 19 видов этого рода (см. таблицу). Только один из них распространен в заведомо верхнепермских отложениях: в цехштейне Западной Европы и синхронных отложениях Памира (Meyen, 2002). По-видимому, возникнув во время максимальной диверсификации пельтаспермовых, род *Lepidopteris* достигает наибольшего расцвета лишь ко второй половине триаса. В это время он приобретает поистине всесветное распространение и составляет основу так называемой лепидоптериевой флоры, выделяемой И. А. Добрускиной (1982) как один из этапов мезофита.

Эволюция листа у пельтаспермовых шла в направлении от перистых листьев к простым и затем — к дихотомически или пальчато рассеченным (Мейен, 1992). Поэтому сложноперистые листья *Lepidopteris* должны рассматриваться как весьма архаичные для порядка *Peltaspermales* и их широкое развитие в конце триаса выглядит несколько странным. По-видимому, в эволюции пельтаспермовых этот род представляет особую ветвь, сравнительно рано отделившуюся от основного ствола сем. *Peltaspermaceae*. Тенденция к образованию простых листьев также проявилась и в пределах этой ветви — в виде появления в середине триаса родов *Scytophyllum* и *Vittaephyllum* (Добрускина, 1969; 1975). Данные роды, вероятно, могут считаться потомками рода *Lepidopteris*, однако произошло это явно позже и независимо от возникновения таких пермских родов, как *Tatarina* (простые листья) или *Kirjamkenia* (дихотомирующие листья). В связи с этим особый интерес вызывает происхождение (и, следовательно, наиболее ранние представители) рода *Lepidopteris*.

Материал и методы

Вероятно, наиболее древняя находка *Lepidopteris* (2 фрагмента перьев предпоследнего и последнего порядков) была описана С. В. Мейеном (Гоманьков, Мейен, 1986) из местонахождения Вязовка в Южном Приуралье. Это местонахождение относится к верхнетатарскому подъярусу верхней перми, представляющему, вероятно, стратон, более древний, чем цехштейн Западной Европы (Гоманьков, 2005). Мейен не дал остаткам листьев из Вязовки самостоятельного видового названия, а обозначил их как *Lepidopteris* sp. SVM-1. Эти листья связывались с женскими фруктификациями «пельтаспермового типа», описанными из того же местонахождения как *Lopadiangium* sp. AVG-1 (Гоманьков, Мейен, 1986[1]).

В. П. Твердохлебовым (НИИ Геологии при Саратовском государственном университете) в мое распоряжение был предоставлен еще один экземпляр вайи *Lepidopteris* из местонахождения Вязовка. Морфологически близкий остаток, видимо относящийся к тому же виду, был найден Д. Е. Щербаковым (ПИН РАН) в местонахождении Соковка (Владимирская обл.), имеющем, скорее всего позднепермский возраст, хотя и более молодой, чем Вязовка (Голубев, 2004).

Образцы изучались под бинокуляром МБС-2. Сохранившаяся фитолейма подвергалась стандартной мацерации в смеси Шульце (концентрированная азотная кислота и бертолетова соль) в течение примерно 2 ч, а затем промывалась аммиаком. Выделенные таким образом фрагменты кутикулы заделывались в препараты на глицерин-желатине для светового микроскопа (Amplival Carl Zeiss) или монтировались на столики для сканирующего электронного микроскопа (Jeol JSM-35C). Фотографирование как в бинокуляре, так и в световом микроскопе осуществлялось с помощью микротеленасадки МТН-423 с непосредственным сохранением изображений в памяти компьютера.

В приводимом ниже описании эпидермальной структуры *Lepidopteris* используется упрощенная терминология. Когда речь идет об антиклинальных и периклинальных стенках клеток, то имеются в виду не сами клеточные стенки (которые или не сохраняются, или разрушаются в процессе мацерации), а кутикула, прилегающая к периклинальным стенкам, или соответственно проникающая в промежутки между клетками в виде ребер, которые лишь по своему положению соответствуют антиклинальным стенкам.

---

[1] Многие видовые группировки ископаемых растений из-за фрагментарности имевшегося в распоряжении авторов материала не получали в данной работе самостоятельных видовых названий, а описывались в открытой номенклатуре с добавлением к родовому названию знака «sp.», инициалов автора и цифры, обозначающей номер группировки внутри рода и служащей для ссылок при последующем цитировании.

Результаты

Накопленный объем материала по пермским представителям рода *Lepidopteris*, а также морфологическое своеобразие изученных экземпляров делает возможным описание нового вида указанного рода.

Отдел *PINOPHYTA*

Класс *GYMNOSPERMAE*

Подкласс *GINKGOOPSIDA*

Порядок *PELTASPERMALES*

Сем. ***PELTASPERMACEAE*** H. Thomas, 1933

Род *LEPIDOPTERIS* Schimper, 1869

Lepidopteris archaica Gomankov sp. nov.

Табл. I—III

Lepidopteris sp. SVM-1: Гоманьков, Мейен, 1986, с. 89—90, табл. X, 9—10, рис. 43.

Diagnosis. Phyllodes are pinnate. At the basal part of the frond pinnules are absent and racheses are covered by compactly arranged swellings. At the apical part of the frond racheses (at least those of the ultimate order) are smooth, but bear very small pinnules. Non-stomatal cells lacking papillae. Numerous stomata (about 90 per mm^2) with the wheel-like cutinization of subsidiary cells.

Holotype — specimen No. 27-2/1851 (here designated as the holotype) from the collection of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences; subcrustation of the phyllode with fragments of the cuticle but without base and apex; Orenburg Region, the right bank of the Viazovsky Ravine, falling from the right to the floodplain of Ural River (50 km to the east from Orenburg) in 1.5 km from the village Viazovka; the Upper Permian, the Upper Tatarian, the Viatka Horizon (representing illustration — pl. I, 20).

Диагноз. Филлодии перистые. В нижней части вайи перышки отсутствуют, а рахисы покрыты бугорками, плотно прилегающими друг к другу. В верхней части вайи рахисы (по крайней мере, последнего порядка ветвления) гладкие, но несут очень мелкие перышки. Покровные клетки эпидермиса полностью лишены папилл. Устьица многочисленные (около 90 на 1 мм^2), с колесовидной кутинизацией побочных клеток.

Голотип — экземпляр № 27-2/1851 БИН РАН (здесь обозначенный как голотип); субкрустация филлодия без верхушки и основания, но с фрагментами кутикулы; Оренбургская обл., правый борт Вязовского оврага, впадающего справа в долину р. Урал (в 50 км к востоку от Оренбурга), в 1.5 км от д. Вязовка; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус, вятский горизонт (представляющая иллюстрация — табл. I, *2*).

Описание. Материал представлен фрагментами перистых филлодиев, образованных рахисами последнего и предпоследнего порядка. Форма сохранности голотипа — субкрустация (т. е. слепок, образующийся в результате заполнения породой кутикулярного мешка; см. Красилов, Макулбеков, 1996) с кутикулой. Паратипы сохранились в виде отпечатков с фитолеймой. Максимальная (неполная) наблюдавшаяся длина рахиса предпоследнего порядка ветвления составляет 46 мм. Ширина голотипа (единственного образца, у которого рахисы последнего порядка сохранились на всю длину по обеим сторонам от рахиса предпоследнего порядка) — 15 мм. Толщина рахиса предпоследнего порядка — 3—4 мм. Рахисы последнего порядка прямые или слегка изогнутые (табл. I, *1*), противопоставленные, отходят от рахиса предпоследнего порядка под углом 60—90° (табл. I, *2*). Длина их увеличивается (примерно от 2 до 8 мм) от основания вайи к ее верхушке. Толщина же всех рахисов последнего порядка примерно одинакова и составляет около 2.5 мм. Расстояния между осями рахисов последнего порядка изменяются от 2.5 до 5 мм, в общем увеличиваясь от основания вайи к верхушке, так что в базальной части вайи они располагаются почти вплотную друг к другу, а иногда даже налегают друг на друга. У голотипа и образца из Соковки вся поверхность филлодия покрыта округлыми или округло-многоугольными бугорками диаметром 0.5—1 мм, которые плотно прилегают друг к другу и образуют более или менее правильные ряды, ориентированные вдоль рахиса (табл. I). Подобная бугорчатость или «комковатость» рахисов известна у всех других видов *Lepidopteris* и является характерной чертой этого рода. У образца № 3773/1536-1 (Гоманьков, Мейен, рис. 43б) комковатость рахисов (по крайней мере, последнего порядка) не отмечается, но зато присутствуют перышки. Они линейные или треугольные, с закругленными верхушками. Основания перышек расширенные или слегка суженные. Максимальная длина перышек 2 мм, максимальная ширина при основании 1 мм. Жилкование перышек не просматривается.

Эпидерма в пределах как рахисов, так и перышек изогональная, сложена в основном изометрическими многоугольными клетками (табл. III, *1*). Антиклинальные стенки клеток, как правило, прямые. Периклинальные стенки часто несут с внутренней стороны кольцеобразное утолщение (табл. II, *2;* III, *5*, *6*), оставляющее в середине клетки щелевидный «просвет» (участок с более тонкой кутикулой). В смежных клетках эти «просветы» ориентированы неодинаково. Швы между бугорками выполнены обычно 1—2 рядами клеток, более вытянутых (вдоль шва) и сильнее кутинизированных, чем остальные покровные клетки эпидермы (табл. II, *3*). Устьица очень многочисленные (около 90 на 1 мм^2), моноцикличные, вероятно, погруженные и папиллоцитные, разбросаны беспорядочно (табл. III, *1*, *2*). Об ориентировке их невозможно сказать ничего определенного, так как замыкающие клетки не сохраняются. Побочные клетки в числе 4—6 на каждое устьице имеют колесовидную кутинизацию (Гоманьков, Мейен, 1986). Часто они выглядят перфорированными из-за выпадения центральных (более тонких) частей их периклинальных стенок (табл. II, *1*; III, *3*). Кутикулярное обрамление устьичных ямок сохраняется плохо. В некоторых случаях видно, что устьичные ямки осложнены нависающими папиллами (табл. III, *4*).

Примечание. Видовой эпитет образован от греческого слова 'αρχαιοσ (древний, архаичный). От большинства известных видов рода Lepidopteris новый вид отличается чрезвычайно мелкими перышками или даже полным их отсутствием. Рахисы последнего порядка, лишенные перышек и лишь покрытые бугорками, имелись, вероятно, в проксимальных частях вай у L. martinsii (Barthel, Haubold, 1980; Poort, Kerp, 1990). Подобную организацию вайи можно предположить и для L. archaica, считая, что экземпляр № 3773/1536-1, обнаруживающий перышки, представляет более дистальную часть вайи, а остальные экземпляры — более проксимальную. От L. martinsii новый вид отличается *своей эпидермальной структурой — отсутствием папилл на покровных клетках и характером кутинизации побочных клеток: у L. martinsii большинство покровных клеток эпидермы несут крупную периклинальную папиллу, а побочные клетки, как правило, не имеют никаких дополнительных кутикулярных усложнений кроме папилл.*

По эпидермальной структуре новый вид близок к *L. remota* (у обоих видов наблюдается колесовидная кутинизация побочных клеток и полностью отсутствуют папиллы на покровных клетках), но отличается от него в целом более изометричными клетками и значительно более высокой плотностью устьиц. У *L. remota* не известны также кольцеобразные утолщения периклинальных стенок со щелевидным «просветом» в середине клетки. Не исключено, впрочем, что перечисленные эпидермальные признаки могут изменяться в пределах одной вайи (аналогично тому, как изменяется «олиственность» рахисов в пределах одной вайи у *L. martinsii*) и что фрагменты, описанные здесь как *L. archaica* и описывавшиеся прежде как *L. remota*, суть разные части (соответственно, базальные и апикальные) вай одного и того же вида. Можно заметить, что оба вида имеют близкое географическое распространение, хотя и отличаются довольно сильно своим геологическим возрастом (см. таблицу). Однако объединять их, видимо, не стоит до тех пор, пока остатки обоих типов не будут найдены в органической связи друг с другом.

Два экземпляра *Lepidopteris* (№ 3773/1536-1 и № 3773/1621-3, коллекция ГИН РАН) из Вязовки были описаны Мейеном как перистые листья. «...Неясно, были ли у описываемого вида чешуи на рахисе...» — отмечал Мейен (Гоманьков, Мейен, 1986: 90), однако принадлежность данных экземпляров именно к роду *Lepidopteris*, для которого наличие «чешуй» на рахисе является диагностическим признаком, не вызывала сомнения. Я объединяю здесь эти экземпляры с остатками филлодиев (рахисов, не несущих перышек) из Вязовки и Соковки на основании того, что, во-первых, они происходят из одного местонахождения вместе с одним из остатков филлодиев, во-вторых, обнаруживают идентичную ему эпидермальную структуру, а в-третьих, образуют с ним непрерывный ряд изменчивости. «Перышки» у экземпляра № 3773/1621-3 (Гоманьков, Мейен, 1986, рис. 43а) так малы, что их вполне можно интерпретировать как крупные бугорки, аналогичные тем, что наблюдаются на филлодиях, или как «чешуйки» на рахисе, известные у других видов рода *Lepidopteris*. Экземпляр № 3773/1536-1 (Гоманьков, Мейен, 1986, рис. 43б) демонстрирует более развитые перышки, но их малые размеры свидетельствуют, вероятно, о том, что они возникли как разрастания таких же бугорков, расположенных на боковых сторонах рахиса. Таким образом, в морфологическом аспекте все 4 экземпляра могут быть интерпретированы как филлодии, а в таксономическом — отнесены к роду *Lepidopteris*, внутри которого они заслуживают выделения в самостоятельный вид.

Материал. Вид описан по 4 экземплярам:

— голотип (субкрустация с кутикулой);

— 2 экземпляра (отпечатки с фитолеймой), описанных Мейеном (Гоманьков, Мейен, 1986) из типового местонахождения;

— 1 экземпляр (отпечаток с фитолеймой), найденный Щербаковым в местонахождении Соковка (Владимирская обл., северо-западная окраина г. Вязники, овраг между городом и Быковским карьером напротив пос. Соковка; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус).

Обсуждение

Образование филлодиев (разрастаний черешка, имитирующих листовую пластинку и принимающих на себя фотосинтетическую функцию) обычно связывают с аридными условиями произрастания. Климат в татарском веке на Восточно-Европейской платформе был достаточно сухим (Твердохлебов, 1996; Гоманьков, Ярошенко, 2001), что, видимо, и послужило причиной образования филлодиев также у первых *Lepidopteris*. Их предками были, скорее всего, наиболее древние представители сем. *Peltaspermaceae* с листвой типа *Rhachiphyllum*, которые появились еще в карбоне Западной Европы (Kerp, 1988), но получили особенно широкое распространение в конце ранней перми на территории Восточно-Европейской платформы (Наугольных, 1998). Вероятно, процесс, приведший к образованию филлодиев *Lepidopteris*, можно представить себе как полную редукцию перышек на сложноперистом листе типа *Rhachiphyllum*. В результате этого процесса от всей вайи сохранились только рахисы, которые и приняли на себя функцию фотосинтеза. «Перышки» затем восстановились, но как разрастания бугорков на рахисе, причем у наиболее древних представителей рода (*L. archaica*, *L. martinsii*) рахисы последнего порядка, лишенные перышек, еще сохранялись в базальной части вайи, тогда как в апикальной ее части они уже несли перышки.

То, что перышки *Lepidopteris* суть разросшиеся бугорки, подтверждается эпидермальной структурой перышек у *L. martinsii*. H. J. Schweitzer (1962) наблюдал у этого вида ряды более сильно кутинизированных клеток, образующие сетчатую структуру. Он предполагал, что эти ряды соответствуют костальным зонам и, следовательно, жилкование перышек у *L. martinsii* было сетчатым. Однако, R. Poort и H. Kerp (1990) показали, что жилкование у этого вида было перистым и открытым. Ряды же сильно кутинизированных клеток, которые наблюдал Schweitzer, скорее всего, представляют собой реликты швов между бугорками, подобных тем, которые описаны выше для *L. archaica*. Разрастанием бугорков можно объяснить также и наличие промежуточных перышек, характерных для вай *Lepidopteris*: эти перышки возникли в результате разрастания бугорков на рахисе предпоследнего порядка. Это подтверждается и наблюдениями над видом *L. stormbergensis*, у которого пучки промежуточных перышек иногда располагаются не по бокам рахиса, а на его абаксиальной поверхности, и по положению, и по форме напоминая сильно разросшиеся бугорки (ср.: Townrow, 1960, рис. 4А и 4Н).

J. Townrow (1960) предполагал, что бугорки образуются в результате пролиферации оснований одноклеточных трихом на рахисе и видел в морфологическом ряду, который демонстрирует поздний вид *L. stormbergensis* (от гладких рахисов, несущих только трихомы, до «комковатых», т. е. покрытых бугорками), отражение онто- или даже филогенетического процесса. Учитывая геологический возраст *L. archaica*, с одной стороны, и *L. stormbergensis* с другой, можно предложить «эволюционное прочтение» этого ряда в другую сторону: у вида, обладающего уже хорошо развитыми перышками, происходит редукция бугорков на абаксиальной и адаксиальной сторонах рахиса, так что в конце концов от бугорка сохраняется лишь одноклеточная трихома сферической формы.

Сложноперистые «листья» рода *Lepidopteris*, таким образом, представляют собой не листья, а филлодии, не гомологичные другим перистым листьям (например, относимым к роду *Rhachiphyllum*). Вероятно, этим объясняется тот факт, что род *Lepidopteris* эволюционировал независимо от основной массы представителей сем. *Peltaspermaceae*. Впрочем, образование филлодиев можно предположить и для некоторых других родов этого семейства. Так, у представителей вида *Tatari-*

na conspicua S. Meyen иногда наблюдается выемчатая верхушка листа, осложненная микроскопическим зубовидным выростом — мукро (Гоманьков, Мейен, 1986). Не исключено, что в данном случае только мукро и является гомологом листовой пластинки, тогда как основная часть «листа» у этих растений представляет собой разросшийся черешок, т. е. филлодий. Листья рода *Tatarina* простые (перистые листья *Tatarina pinnata* S. Meyen et Gomankov заслуживают выделения в отдельный род), поэтому, даже если они и представляют собой филлодии, то следует признать, что возникли эти филлодии независимо от рода *Lepidopteris* и на гораздо более поздней стадии эволюции сем. *Peltaspermaceae.*

Благодарности

Автор выражает свою искреннюю благодарность В. П. Твердохлебову (НИИ Геологии при Саратовском государственном университете) за предоставленный им образец, который послужил голотипом для описанного нового вида *L. archaica*, Д. Е. Щербакову (ПИН РАН) за то, что он познакомил автора с дополнительным экземпляром этого вида из местонахождения Соковка, И. А. Игнатьеву (ГИН РАН) за предоставленную возможность изучить образцы из коллекции Мейена, а также Л. А. Карцевой (БИН РАН) за возможность изучения материала на сканирующем электронном микроскопе.

Работа осуществлялась при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-05-64911), а также Российской академии наук по программе «Происхождение и эволюция биосферы» (подпрограмма II: «Коэволюция абиотических и биотических событий»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Брик М. И. Ископаемая флора и стратиграфия нижнемезозойских отложений бассейна среднего течения р. Илек в Западном Казахстане. М., 1952. 70 с.

Брик М. И. Мезозойская флора Камыш-Баши (междуречье Исфара-Сех). Ташкент, 1941. 43 с.

Голубев В. К. Граница перми и триаса на Восточно-Европейской платформе // Докл. Всерос. совещ. «Структура и статус Восточно-Европейской стратиграфической шкалы пермской системы, усовершенствование ярусного расчленения верхнего отдела пермской системы общей стратиграфической шкалы». Казань, 2004. С. 19—22.

Гоманьков А. В. Флористические изменения на границе перми и триаса // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2005. Т. 13. № 2. С. 74—83.

Гоманьков А. В., Мейен С. В. Татариновая флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). М., 1986. 174 с.

Гоманьков А. В., Ярошенко О. П. Динамика разнообразия спорово-пыльцевых спектров из пермотриасовых отложений Московской синеклизы как показатель климатических изменений // Пыльца как индикатор состояния окружающей среды и палеоэкологические реконструкции. Междунар. семинар. СПб., 2001. С. 64—68.

Добрускина И. А. Род *Scytophyllum* (морфология, эпидермальное строение и систематическое положение) // Птеридоспермы позднего палеозоя и мезозоя. М., 1969. С. 35—58.

Добрускина И. А. Роль пельтаспермовых птеридоспермов в позднепермских и триасовых флорах // Палеонтол. журн. 1975. № 4. С. 120—132.

Добрускина И. А. Стратиграфическое положение флороносных толщ триаса Евразии. М., 1980. 163 с.

Добрускина И. А. Триасовые флоры Евразии. М., 1982. 196 с.

Киричкова А. И., Храмова С. Н. О некоторых птеридоспермах из триасовых отложений Восточного Урала // Новое в стратиграфии триаса Палеоурала. Свердловск, 1980. С. 3—18.

Красилов В. А., Макулбеков Н. М. Субкрустации растений // Палеонтол. журн. 1996. № 2. С. 125—128.

Мейен С. В. Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники. М., 1992. 174 с.

Могучева Н. К. Новые триасовые растения Средней Сибири // Новые виды древних беспозвоночных и растений нефтегазоносных провинций Сибири. Новосибирск, 1984. С. 50—55.

Наугольных С. В. Флора кунгурского яруса Среднего Приуралья. М., 1998. 200 с.

Сикстель Т. А. Стратиграфия континентальных отложений верхней перми и триаса Средней Азии. Ташкент, 1960. 146 с.

Сикстель Т. А. Флора поздней перми и раннего триаса в Южной Фергане // Стратиграфия и палеонтология Узбекистана и сопредельных районов. Т. 1. Ташкент, 1962. С. 271—414.

Станиславский Ф. А. Среднекейперская флора Донецкого бассейна. Киев, 1976. 168 с.

Твердохлебов В. П. Континентальные аридные формации востока Европейской России на рубеже палеозоя и мезозоя: Автореф. дис. ... д-ра геолого-минералогических наук. Саратов, 1996. 57 с.

Храмова С. Н. Триасовая флора бассейна р. Печоры и ее значение для стратиграфии. Л., 1977. 71 с.

Barthel M., Haubold H. Zur Gattung *Callipteris* Brongniart. I: Die Ausbildung von *Callipteris conferta* (Sternberg) Brongniart im mitteleuropäischen Rotliegenden // Schriftenr. Geol. Wiss. Berlin. 1980. Bd 16. S. 49—105.

Bose M. N., Srivastava S. C. *Lepidopteris indica* sp. nov. from the Lower Triassic of Nidpur, Madhya Pradesh // J. Palaeontol. Soc. India. 1970—1972. Vol 15. P. 64—68.

Goeppert H. R. Die fossilien Farnenkrauter // Nova Acta Leopold. 1836. N 17. S. 1—486.

Harris T. M. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Part 2: Description of seed plants *incertae sedis* together with a discussion of certain cycadophyte cuticles // Medd. Grønland. 1932. Bd 85, N 3. S. 1—112.

Jaeger G. F. Über die Pflanzen-Versteinerungen, welche in dem Bundsandstein von Stuttgart vorkommen. Stuttgart, 1827. 325 S.

Kerp H. Aspects of Permian palaeobotany. X: The West- and Central European species of the genus *Autunia* Krasser emend. Kerp (*Peltaspermaceae*) and the form-genus *Rhachiphyllum* Kerp (callipterid foliage) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1988. Vol. 54. P. 249—360.

Kurtze A. Commentatio de Petrifactis quae in schisto bituminoso Mansfeldensi reperiuntur. Jena, 1839. 211 p.

Mägdefrau K. Neue Funde fossiler Coniferen im Mittleren Keuper von Hassfurt (Main) // Geol. Blätt. N. O.-Bayern, 1953. Bd 3. H. 2. S. 49—58.

Meyen S. V. On the Subangara palaeofloristic area of the Permian // Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М., 2002. С. 232—246.

Poort R. J., Kerp J. H. F. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. XI. On the recognition of true peltasperms in the Upper Permian of Western and Central Europe and a reclassification of species formerly included in *Peltaspermum* Harris // Rev. Palaeobot. Palynol. 1990. Vol. 63. P. 197—225.

Schimper W. P. Traité de paléontologie végétale ou la flore du monde primitif. T. 1. Paris, 1869. 740 p.

Schweitzer H. J. Die Makroflora der niederrheinischen Zechsteins // Fortschr. Geol. Rheinl. Westfalen. 1962. Bd 6. S. 331—377.

Thomas H. H. On some pteridospermous plants from the Mesozoic rocks of South Africa // Philos. Trans. Roy. Soc. London. B. 1933. Vol. 222. P. 193—265.

Townrow J. A. The genus *Lepidopteris* and its southern hemisphere species // Avh. Norske vid.-akad. Oslo, Mat. Nat. 1956. Kl. 1. N 2. S. 1—28.

Townrow J. A. The *Peltaspermaceae*, a pteridosperm family of Permian and Triassic age // Palaeontology. 1960. Vol. 3. Pt 3. P. 333—361.

SUMMARY

Pinnated phyllodes of *Lepidopteris archaica* sp. nov. are described. The new species is probably the most ancient one within the genus occurred in the Permian and Triassic. Pinnules of *Lepidopteris* are assumed to be developed from tubercules which covered abundantly phyllodes of *L. archaica* and preserved at rachides of posterior species. Thus the complex pinnated «leaves» of *Lepidopteris* are real phyllodes. This can explain their peculiarity in respect of leaf evolution within the *Peltaspermaceae*.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (574) 582.683.2

© Д. А. Герман,[1]* С. В. Смирнов,[1] Р. В. Камелин,[2]
Чен Венли,[3] Жан Шурен,[3] Са Рен[3]

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА АЛТАЕ

D. A. GERMAN, S. V. SMIRNOV, R. V. KAMELIN, W.-L. CHEN, Sh.-R. ZHANG, R. SA.
FLORISTIC FINDINGS IN ALTAI

[1] Алтайский государственный университет
656049 Барнаул, пр. Ленина 61
Факс (3852)67-09-28
E-mail: d_german@inbox.ru
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
[3] Ботанический институт АН Китая
100093 Пекин, ул. Нанксинкун Сянгшан, 20 (Institute of Botany, The Chinese Academy of Sciences)
20 Nanxincun Xiangshan, Beijing, 100093, P. R. China

Поступила 16.05.2006

Приведены сведения о флористических находках, сделанных весной—летом 2005 г. в Алтайском крае и Республике Алтай. Два вида — *Draba huetii* Boiss., *D. stenocarpa* Hook. fil. et Thoms. — указаны для флоры России впервые; приведены местонахождения некоторых редких для юга Западной Сибири и России видов цветковых растений.

Ключевые слова: флористические находки, Алтай, Россия.

Весной—летом 2005 г. авторами сообщения было совершено несколько небольших экспедиционных выездов в пределах Алтайского края и Республики Алтай, частично в рамках выполнения совместного Российско-Китайского проекта «Флористическое обследование Китайского и Русского Алтая» (гранты № 03-04-39026 РФФИ и 30411120111 Национального фонда естественных наук Китая). Обработка собранного материала позволила дополнить данные по флоре Алтая и России в целом. Образцы хранятся в гербарии Южно-Сибирского ботанического сада Алтайского госуниверситета (ALTB), бóльшая часть дублетов передана в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) и Института ботаники китайской академии наук (PE).

Виды, новые для России

Draba huetii Boiss. — Алтайский край, Третьяковский р-н, долина р. Алей, гора Черный Камень между селами Шипуниха и Красное Раздолье, 50°55′ с. ш., 82°21′ в. д., около 500 м над ур. м., степной закустаренный склон, 8—9 V 2005, Р. В. Камелин, С. В. Смирнов, С. А. Костюков, М. Г. Куцев (ALTB).

Преимущественно юго-западно-среднеазиатский горно-степной вид, не отмечавшийся севернее Джунгарского Алатау (Ковалевская, 1974). Недавно *D. huetii* был обнаружен нами на юго-западных предгорьях Тарбагатая (окр. пос. Сегизбай и Южный Урджарского р-на Алма-Атинской обл. — ALTB) (Герман, 2003а). Находка вида в пределах Русского Алтая отстоит от указанных местонахождений более чем на 400 км на север. Очевидно, эта дизъюнкция объясняется недостаточной изученностью ранневесенней флоры западной части Алтайской горной страны (АГС). Кроме того, по-видимому, в настоящее время имеет место антропогенное расширение ареала данного полусорного однолетника на северо-восток.

D. stenocarpa Hook. fil. et Thoms. — Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, урочище «Степь Самаха» близ слияния Коксу и Аргута, 49°45′ с. ш., 87°16′ в. д., 1600 м над ур. м., осочково-злаково-разнотравная степь по склонам, скалы, 2 VI 2005, С. В. Смирнов, Чен Венли, Д. А. Герман, Жан Шурен, Са Рен, Т. А. Копытина (ALTB, LE, PE).

Центрально-среднеазиатский монтанный однолетник, в пределах АГС встречающийся в Казахстанском и Китайском Алтае, недавно указанный также для Монгольского Алтая (Герман, 2001; Эбель, Рудая, 2002). Вероятность заноса в данном случае исключить нельзя, однако как наличие сборов (в том числе старых) из прилегающих частей АГС, так и характер отмеченного местонахождения указывают на естественность произрастания *Draba stenocarpa* на крайнем юге Русского Алтая, где располагается северная граница ареала вида.

Новые и редкие виды для Алтая

Sterigmostemum capsicum (Lam.) Rupr. (*S. tomentosum* (Willd. Bieb.)) — Алтайский край, Поспелихинский р- н, окр. с. Николаевка, степной закустаренный склон правой террасы р. Поперечная, 51°51′46″ с. ш., 82°04′25″ в. д., 200 м над ур. м., 8 V 2005, Р. В. Камелин, С. В. Смирнов, С. А. Костюков, М. Г. Куцев (ALTB, LE).

Распространение этого вида на юге Западной Сибири рассматривалось недавно (Герман, 2002) и было показано, что достоверные сборы с территории Алтайского края отсутствуют. Однако, учитывая наличие нескольких образцов, собранных с территории Казахстана в непосредственной близости от границы с Алтайским краем, вид был оставлен для «Определителя...» (Герман, 2003б) на случай вероятного нахождения в крае. По-видимому цитированный сбор представляет единственное достоверное нахождение *S. capsicum* в регионе. Рекомендуется для местной охраны в Алтайском крае как характерный компонент сухих степей, имеющих в регионе ограниченное распространение и в настоящее время почти полностью антропогенно измененных.

Saussurea cana Ledeb. — Алтайский край, Поспелихинский р-н, окр. с. Николаевка, степной закустаренный склон правой террасы р. Поперечная, 51°51′46″ с. ш., 82°04′25″ в. д., 200 м над ур. м., 8 V 2005, Р. В. Камелин, С. В. Смирнов, С. А. Костюков, М. Г. Куцев (ALTB). Повторный сбор там же, 14 IX 2005, С. В. Смирнов (ALTB, LE).

Средне-центральноазиатский равнинно-предгорный пустынно-степной вид, находящийся в Алтайском крае на северо-восточном пределе ареала, где очень редок и внесен в «Красную книгу Алтайского края» как вероятно исчезнувший с этой территории (Шмаков, 1998), поскольку более 80 лет в регионе не собирался. До настоящей находки в регионе было известно не более 3 местонахождений: два из них (Усть-Чарышская пристань и пос. Локоть) были указаны Л. П. Сергиевской (1964), причем не исключено, что сбор из окрестностей пос. Локоть относится к территории Казахстана. Кроме того, в Гербарии им. П. Н. Крылова (ТК) хранится образец *S. cana*, собранный Л. А. Уткиным: «Барнаул.[ьский] у.[езд] Между с. Каип и Родиной, степн. луг, 27 VII 1913 г.», определенный как *S. salicifolia* (L.) DC. Все образцы из Алтайского края характеризуются более мезофильным обликом по сравнению с типичными экземплярами *S. cana* из Казахстана и Китая, отличаясь от них более широкими листьями (до 7—8, а не 4—5 мм шир.) и более скудным опушением всего растения. Подобные образцы С. Ю. Липшиц (1962) отнес к var. *latifolia* Lipsch.

Frankenia pulverulenta L. — Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, окр. пос. Тобелер, 49°54.5′ с. ш., 88°47.5′ в. д., 1700 м над ур. м., чиёвник по солонцу, 9 VII 2005, С. А. Баландин, Д. А. Герман (ALTB, LE).

Широко распространенный в западной части Древнего Средиземья галофильный однолетник, имеющий в Западной Сибири северо-восточную границу ареала; для Республики Алтай ранее не указывался. Ближайшие местонахождения отмечены на юго-западе Алтайского края (Крылов, 1933; Красноборов, 2003) и в Котловине Больших Озер на северо-западе Монголии (Грубов, 1982). Недавняя находка в непосредственной близости от указанного местонахождения сходного по распространению и экобиологическим особенностям *Erysimum sisymbrioides* C. A. Mey., также оказавшегося новым для региона видом (Герман, 2002), указывает на перспективность дальнейшего изучения галофильной флоры Юго-Восточного Алтая.

Gagea kuraiensis Levichev — Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, урочище «Степь Самаха» близ слияния Коксу и Аргута, 49°45′ с. ш., 87°16′ в. д., осочково-злаково-разнотравная степь. 2 VI 2005. С. В. Смирнов, Чен Венли, Д. А. Герман, Жан Шурен, Са Рен, Т. А. Копытина, RSAE № 233 (ALTB, LE, RE); там же, Южно-Чуйский хр., перевал в окр. оз. Тархатинское, 49°35′ с. ш., 88°18.5′ в. д., 2380 м над ур. м., по краям мерзлотных медальонов мохово-осоково-кобрезиевой тундры. 3 VI 2005, они же, RSAE № 321 (ALTB).

Недавно описанный из Юго-Восточного Алтая (Курайская котловина) вид (Левичев, 2001), до сих пор известный лишь по типовому сбору. При описании вида И. Г. Левичев имел в своем распоряжении лишь цветущие экземпляры, поэтому некоторые особенности морфологии *G. kuraiensis* остались неизвестны. Как оказалось, при отцветании и плодоношении растения значительно удлиняются и их высота составляет не 7—11, а в среднем 15—20(20) см. Не всегда выражена и одноцветковость — достаточно обычны экземпляры с 2—3 цветками. Коробочки крупные, 8—12 мм дл и 4—7 мм шир., от узко- до широко-обратнояйцевидных.

Potentilla humifusa Willd. ex Schlecht. — Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, урочище «Степь Самаха» близ слияния Коксу и Аргута, 49°45′ с. ш., 87°16′ в. д., осочково-злаково-разнотравная степь. 2 VI 2005. С. В. Смирнов, Чен Венли, Д. А. Герман, Жан Шурен, Са Рен, Т. А. Копытина, RSAE № 240 (ALTB, LE, PE).

Степной, преимущественно равнинно-низкогорный вид, очень обычный на северо-западной периферии АГС. Распространение вида в Западной Сибири было подробно рассмотрено П. Н. Крыловым (1933), при этом для Горного Алтая было показано только одно местонахождение (окр. с. Котанда на Катуни). Эта же точка — единственная, приведенная для Горно-Алтайской автономной области во «Флоре Сибири» (на карте) (Курбатский, 1988). Таким образом, новое местонахождение является вторым в Республике Алтай и представляет южный пункт распространения *P. humifusa* в Сибири.

Potentilla arenosa (Turcz.) Juz. — Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, долина р. Чуя в окр. с. Мены, 50°15′ с. ш., 87°42′ в. д., злаково-разнотравные степные склоны. 4 VI 2005. С. В. Смирнов, Чен Венли, Д. А. Герман, Жан Шурен, Са Рен, Т. А. Копытина, RSAE № 345 (ALTB, LE, PE); там же, урочище «Степь Самаха» близ слияния Коксу и Аргута, 49°45′ с. ш., 87°16′ в. д., осочково-злаково-разнотравная степь, 2 VI 2005, они же, RSAE № 210 (ALTB, LE, PE).

Восточносибирский вид гибридогенного происхождения, для Западной Сибири ранее не отмечавшийся; алтайские экземпляры характеризуются низкорослостью и мелкоцветковостью.

Tulipa uniflora (L.) Bess. ex Baker — Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, Южно-Чуйский хр., правый берег р. Джазатор в 6—8 км ниже устья р. Тара, 49°38′ с. ш., 88°06′ в. д., 2070 м над ур. м., степные склоны, 3 VI 2005, С. В. Смирнов, Чен Венли, Д. А. Герман, Жан Шурен, Са Рен, Т. А. Копытина, RSAE № 309 (ALTB, PE); там же, урочище «Степь Самаха» близ слияния Коксу и Аргута, 49°45′ с. ш., 87°16′ в. д., осочково-злаково-разнотравная степь, 2 VI 2005, они же, RSAE № 191 (ALTB, LE, PE).

Вид внесен в «Красную книгу Республики Алтай», где приводится 8 местонахождений, приуроченных главным образом к западной части республики (Манеев, 1996; Шауло, 1997). Приведенные точки — самые юго-восточные пункты распространения вида в Русском Алтае.

Благодарности

Авторы благодарят А. И. Шмакова за помощь в организации экспедиций и И. Г. Левичева за консультации по роду *Gagea*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Герман Д. А. К видовому составу крестоцветных Монголии // Turczaninowia. 2001. Вып. 4. № 3. С. 42—46.

Герман Д. А. Дополнения и уточнения к «Флоре Сибири» (сем. крестоцветные) // Флора и растительность Алтая. 2002. Вып. 7. № 1. С. 75—80.

Герман Д. А. Заметки по видовому составу и распространению крестоцветных Восточного Казахстана // Изучение растительного мира Казахстана и его охрана / Матер. 2-й Междунар. молодеж. бот. конф., посвящ. памяти М. С. Байтенова (Алматы, 8—10 апреля 2003 г.). Алматы, 2003а. С. 30—36.

Герман Д. А. Крестоцветные (капустовые) — *Brassicaceae* (*Cruciferae*) // Определитель растений Алтайского края / Под ред. И. М. Красноборова. Новосибирск, 2003б. С. 180—210.

Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л., 1982. 442 с.

Ковалевская С. С. Draba L. — Крупка // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1974. Т. 4. С. 166—179.

Красноборов И. М. Франкениевые — *Frankeniaceae* // Определитель растений Алтайского края / Под ред. И. М. Красноборова. Новосибирск, 2003. С. 168—169.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1933. Т. 7. С. 1449—1817.

Курбатский В. И. Potentilla L. — Лапчатка // Флора Сибири. Новосибирск, 1988. Т. 8. С. 38—83.

Левичев И. Г. Новые виды рода *Gagea* Salisb. (*Liliaceae*) из западных районов Азии // Turczaninowia. 2001. Вып. 4. № 1—2. С. 5—15.

Липшиц С. Ю. Соссюрея, горькуша — *Saussurea* DC. // Флора СССР. Т. 27. М.; Л., 1962. С. 361—535.

Манеев А. Г. Тюльпан одноцветковый — *Tulipa uniflora* (L.) Bess. ex Baker // Красная книга Республики Алтай (растения). Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Новосибирск, 1996. С. 51.

Сергиевская Л. П. Флора Западной Сибири. Томск, 1964. Т. 12. Ч. 2. С. 3255—3550.

Эбель А. Л., Рудая Н. А. Заметки по флоре Западной Монголии // Turczaninowia. 2002. Вып. 5. № 1. С. 32—42.

Шауло Д. Н. Редкие виды Горного Алтая в гербарии Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН (дополнение к Красной книге Республики Алтай) // Флора и растительность Алтая, 1997. Вып. 3. № 2. С. 20—53.

Шмаков А. И. Saussurea cana Ledeb. — Соссюрея (горькуша) седая // Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Барнаул, 1998. С. 98—99.

SUMMARY

The data on floristic findings made in 2005 in Altai Territory and Altai Republic are given. Two species (*Draba huetii* Boiss. and *Draba stenocarpa* Hook. fil et Thoms.) are new records to Russia; localities of some other species of vascular plants rare in South-West Siberia and Russia in general are reported.

УДК 581.522 (571.6)

Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 12

© **Л. М. Пшенникова, Е. Н. Берестенко**

О НАХОДКАХ РЕДКИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ РОССИИ

L. M. PSHENNIKOVA, E. N. BERESTENKO.
ON THE RECORDS OF RARE AQUATIC PLANTS IN THE RUSSIAN FAR EAST

Ботанический сад-институт ДВО РАН
690024 Владивосток, ул. Маковского, 142
Тел. (4232)386476
E-mail: pshennikova1@yandex.ru

Поступила 21.04.2006

Приводятся новые данные о распространении 9 видов редких водных растений в северных районах Приморского и на юге Хабаровского краев.

Ключевые слова: редкие водные растения, Дальний Восток России.

В результате экспедиционных поездок 2004—2005 гг. по северным районам Приморского и юга Хабаровского краев выявлены новые местонахождения 9 видов водных растений. Все они для территории Приморского края являются редкими (Куренцова, 1968; Харкевич, Качура, 1981). Ниже приведены наиболее интересные находки, гербарные образцы которых хранятся в Гербарии Ботанического сада-института ДВО РАН (VBGI), дублеты переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). Названия растений указаны в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1995).

Trapa incisa Sieb. et Zucc. — Вид впервые был найден В. Н. Ворошиловым в 1952 и 1956 гг. (Ворошилов, 1960) в Приморском крае. Встречается довольно редко (Пшенникова, 2002). Нами обнаружено 5 новых местонахождений в этом регионе: Приморский край: Лесозаводский р-н, окр. г. Лесозаводска, в каналах, 24 VIII 2004, Л. М. Пшенникова, С. В. Нестерова; там же, оз. Лобынцева, 24 VIII 2004, они же; Анучинский р-н, протока р. Арсеньевки, на расстоянии примерно 1 км от поворота на с. Чернышевку, 19 IX 2005, Л. М. Пшенникова, Л. Н. Миронова, М. Н. Архипова; Спасский р-н, окр. с. Кронштадтка, Кронштадтское водохранилище, 29 VIII 2005, Л. М. Пшенникова, Е. Н. Берестенко; Пожарский р-н, окр. совхоза Пожарский, Пожарское водохранилище, 30 VIII 2005, они же (на сегодняшний день это самая северная точка нахождения вида на территории Приморского края).

T. japonica Fler. — Приморский край: Лесозаводский р-н, окр. г. Лесозаводска, оз. Лобынцева, 24 VIII 2004, Л. М. Пшенникова, С. В. Нестерова; Спасский р-н, окр. с. Кронштадтка, Кронштадтское водохранилище, 29 VIII 2005, они же; Пожарский р-н, окр. совхоза Пожарский, Пожарское водохранилище, 30 VIII 2005, Л. М. Пшенникова, Е. Н. Берестенко; там же, Лучегорское водохранилище, 1 IX 2005, они же.

T. sibirica Fler. — Приморский край: Лесозаводский р-н, окр. с. Горные Ключи, старицы у дороги, 23 VIII 2004, Л. М. Пшенникова, С. В. Нестерова; Спасский р-н, окрестности с. Кронштадка, Кронштадское водохранилище, 29 VIII 2005, Л. М. Пшенникова, Е. Н. Берестенко. Хабаровский край: окрестности с. Переяславка, р. Кия, 31 VIII 2005, они же.

T. manshurica Fler. — Приморский край: Пожарский р-н, окрестности совхоза Пожарский, Пожарское водохранилище, 30 VIII 2005, Л. М. Пшенникова, Е. Н. Берестенко. Самая северная точка в ареале этого вида.

T. maximowiczii Korsh. — Приморский край: Дальнереченский р-н, окрестности с. Звенигородка, оз. Глубокое, 1 IX 2005, Л. М. Пшенникова, Е. Н. Берестенко; Пожарский р-н, окрестности совхоза Пожарский, Пожарское водохранилище. 30 VIII 2005, они же; там же, окрестности с. Федосеевка, небольшой водоем, 1 IX 2005, они же; Хабаровский край: 688 км трассы Владивосток—Хабаровск, небольшое зарастающее озеро, 1 IX 2005, Л. М. Пшенникова, Е. Н. Берестенко; окрестности с. Переяславка, р. Кия, 31 VIII 2005, они же.

T. pseudoincisa Nakai — Приморский край: Лесозаводский р-н, окрестности с. Горные Ключи, старицы у дороги, 23 VIII 2004, Л. М. Пшенникова, С. В. Нестерова; Спасский р-н, окрестности с. Кронштадтка, Кронштадтское водохранилище, 29 VIII 2005, Л. М. Пшенникова, Е. Н. Берестенко.

Ottelia alismoides (L.) Pers. — Редкий вид, находящийся на грани исчезновения. До недавнего времени считалось, что *O. alismoides* в Хабаровском крае не произрастает. Первая находка вида (Антонова, 2005) сделана на 400 км севернее низовьев р. Бикин. Нами найдено новое место произрастания: 688 км по трассе Владивосток—Хабаровск, небольшое зарастающее озерцо, 1 IX 2005, Л. М. Пшенникова, Е. Н. Берестенко. Обнаруженная популяция была представлена несколькими сотнями особей. Растения находились в фазе цветения и начала плодоношения, произрастали на илистом дне на глубине 30—40 см полупогруженными в воду; бледно-сиреневые цветки в массе находились на поверхности воды, созревающие плоды были погружены в воду.

Euryale ferox Salisb. — Приморский край: Пожарский р-н, окрестности совхоза Пожарский, Пожарское водохранилище, 30 VIII 2005, Л. М. Пшенникова, Е. Н. Берестенко. Популяция представлена несколькими десятками особей. Растения находились в фазе цветения и созревания плодов. Часть зрелых семян плавала на поверхности воды.

Nelumbo komarovii Grossh. — Приморский край: Спасский р-н, окрестности с. Кронштадтка, Кронштадтское водохранилище, 29 VIII 2005, Л. М. Пшенникова, Е. Н. Берестенко. Растения произрастают в 2 отдаленных друг от друга местах, хорошо развитые, обильно цветущие и плодоносящие.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонова Л. А. О находке *Ottelia alismoides* (L.) Pers. (*Hydrocharitaceae*) в Хабаровском крае // Матер. VII Дальневосточной конф. по заповедному делу. Биробиджан, 2005. С. 29.

Ворошилов В. Н. Новые находки во флоре советского Дальнего Востока и описание новых видов растений // Бюл. Главн. бот. сада. 1960. Вып. 38. С. 42—52.

Куренцова Г. Э. Реликтовые растения Приморья. Л., 1968. 72 с.

Пшенникова Л. М. Флористические находки редких водных растений в Приморском крае и на полуострове Камчатка // Матер. первой отчетной сессии регионального совета ботанических садов Дальнего Востока. Интродукционные центры Дальнего Востока России: итоги исследований. Владивосток, 2002. С. 158—159.

Харкевич С. С., Качура Н. Н. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М., 1981. 234 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

New information is given on distribution of 9 species of aquatic plants in the Russian Far East, rare to the territory under study (*Trapa incisa*, *T. japonica*, *T. sibirica*, *T. manshurica*, *T. maximowiczii*, *T. pseudoincisa*, *Ottelia alismoides*, *Euryale ferox*, *Nelumbo komarovii*).

УДК 581.9 (571.6) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 12

© Л. А. Антонова

НОВЫЕ И РЕДКИЕ АДВЕНТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ ВО ФЛОРЕ ХАБАРОВСКОГО КРАЯ

L. A. ANTONOVA. NEW AND RARE ALIEN PLANT SPECIES IN THE FLORA OF KHABAROVSK TERRITORY

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН
680000 Хабаровск, ул. Ким Ю Чена, 65
Факс (4212)32-57-55
E-mail: flora@ivep.as.khb.ru
Поступила 09.03.2006

Приводятся новые сведения о распространении 6 видов адвентивных растений, из них 3 вида ранее не отмечались во флоре Хабаровского края, а 3 являются редкими для этого региона.

Ключевые слова: адвентивные виды, флористические находки, Хабаровский край.

В результате флористических исследований, проведенных в 2001—2005 гг. в разных районах Хабаровского края и обработки ранее собранного гербарного материала, получены данные о редких и новых в регионе адвентивных видах растений. Виды, впервые приводимые для флоры Хабаровского края, обозначены звездочкой (*).

Гербарные образцы, подтверждающие находки, переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). При цитировании гербарных образцов фамилия коллектора — автора настоящей статьи — опущена.

Arctium minus (Hill.) Bernh. — Хабаровский край, Комсомольский р-н, пос. Селихино, пустырь около вокзала, 15 VIII 2001.

Европейский вид, на российском Дальнем Востоке (РДВ) известный прежде в окрестностях городов Владивостока (Сосудистые..., 1992) и Комсомольска-на-Амуре.

Senecio dubitabilis C. Jeffrey et Y. L. Chen — Хабаровский край, Ульчский р-н, с. Богородское, пристань, обочина дороги, 5 X 2004; там же Ванинский р-н, ст. Тумнин, ж.-д. насыпь. 19 VIII 2005.

Евроазиатский вид на РДВ произрастает в Амурской обл. и на западе Хабаровского края (поселки Чегдомын, пос. Ургал; Сосудистые..., 1992). По-видимому, этот вид распространен более широко, но его редко гербаризируют.

**Pilosella floribunda* (Wimm. et Grab.) Fries — Хабаровский край, Нанайский р-н, истоки р. Чермал, левого притока р. Гур, обочина лесовозной дороги, 19.06.2002.

Европейский вид, широко расселившийся на Сахалине, Курилах и юге Приморского края (Сосудистые..., 1992). Один из немногих адвентивных видов растений в Хабаровском крае, произрастающих вдали от населенных пунктов, по обочинам лесовозных дорог, по волокам.

Inula helenium L. — Хабаровский край, Комсомольский р-н, пос. Ягодный, свалка в окрестностях поселка, 24 VIII 2001.

Европейско-западноазиатский вид. Выращивается как лекарственное и декоративное растение. В г. Хабаровске и южнее изредка встречается с начала 1990-х гг. на залежах, вдоль дорог, на газонах. Собирался один раз в 1993 г. в охранной зоне Большехехцирского заповедника (Мельникова, 2002). Данная находка самая северная на территории РДВ.

**Tussilago farfara* L. — Хабаровский край, г. Хабаровск, ул. Пионерская, обочина автострады, 23 VI 2003.

В южных районах края выращивается как лекарственное растение, уходит из культуры. В последние годы чаще отмечается на влажных лужайках по канавам и обочинам дорог.

**Saussurea amara* (L.) DC. — Хабаровский край, г. Хабаровск, ст. Хабаровск-II, ж.-д. откос, 23.09.2004; там же, Верхнебуреинский р-н, ст. Ургал, ж.-д. пути, 14 VIII 2002.

Степной евроазиатский вид, обитающий на солончаках и солончаковых лугах. На РДВ известен на западе Амурской обл. и в окрестностях Владивостока (Сосудистые..., 1992). В Хабаровском крае нами отмечается с 1990 г., все находки приурочены к местообитаниям по железным дорогам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Мельникова А. Б. Сосудистые растения заповедника « Большехехцирский» // Флора и фауна заповедников. М., 2002. Вып. 102. 131 с.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. СПб., 1992. Т. 6. 428 с.

SUMMARY

New data on distribution of 6 alien plant species in Khabarovsk Territory are presented.

УДК 581.9

Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 12

© В. М. Ван, Г. В. Ван, И. Н. Заугольная

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА ХРЕБТЕ МЯО-ЧАН (ХАБАРОВСКИЙ КРАЙ)

V. M. VAN, G. V. VAN, I. N. ZAUGOLNAYA.
FLORISTIC RECORDS IN THE MYAO-CHAN MOUNTAINS (KHABAROVSK TERRITORY)

ГОУ ВПО «Комсомольский-на-Амуре государственный педагогический университет»
681000 Хабаровский край, г. Комсомольск-на-Амуре, ул. Кирова, 17, корп. 2

Поступила 11.04.2006

Приводятся сведения о 38 новых и редких видах с хр. Мяо-Чан (Хабаровский край), из которых 2 вида включены в «Красную книгу РСФСР», 3 — «Красную книгу Хабаровского края» и 2 — рекомендованы для внесения во 2-е издание «Красной книги Хабаровского края». Впервые указаны для Нижнего Амура 9 видов, для Буреинского флористического района — 12 видов.

Ключевые слова: флора, сосудистые растения, охрана растений, Хабаровский край, хр. Мяо-Чан, оз. Амут.

Хр. Мяо-Чан простирается параллельно долине р. Амур примерно в 60 км к северо-западу от г. Комсомольска-на-Амуре (Хабаровский край, восток Буреинского флористического района, принятого в сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985—1996)). Флора хребта остается слабо изученной, специальных работ по этой территории нет.

Один из авторов данной работы (И. Н. Заугольная) неоднократно делала сборы в восточной части хребта (пос. Горный, Фестивальный, оз. Амут, турбаза «Амут»). В июле—августе 2005 г. В. М. Ван и Г. В. Ван исследовали локальную флору окрестностей оз. Амут, расположенного в центральной части Мяо-Чан на высоте около 740 м над ур. м., что примерно соответствует средней высоте утесов Мяо-Чана (Кукушкин, 1991). На основе этих материалов подготовлена данная статья.

Ниже приводится список новых и редких видов для Нижнего и Буреинского флористического района. Номенклатура и объем видов приняты по сводке «Сосудистые растения...» (1985—1996). При обработке материала использовались также «Определители...» Д. П. Воробьева и др. (1966) и В. Н. Ворошилова (1982).

Acelidanthus anticleoides Trautv. et Mey. — На каменистых россыпях по склону сопки у оз. Амут, 08 VII 2000. Редкий вид, приуроченный к каменистым россыпям и скалам.

Angelica saxatilis Turcz. ex Ledeb. — Оз. Амут, распадок ключа, луг, 25 VII 2005. Восточносибирско-дальневосточный горно-лесной вид; на Нижнем Амуре отмечался только в устье реки (Пименов, 1987). Ближайшие местонахождения — в верховьях р. Амгунь и на среднем Сихотэ-Алине.

Bistorta manshuriensis Kom. — Озерная терраса Амута, луг, 25 VII 2005. На Мяо-Чане, судя по обработке Н. Н. Цвелёва (1989), вид находится на северном пределе распространения.

Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. — Оз. Амут, распадок, ольховник по берегу ручья, 15 VIII 2005. Для Нижнего Амура не приводился (Цвелёв, 1996). Ближайшие местонахождения — верховья р. Амгунь и северный Сихотэ-Алинь.

Botrychium lanceolatum (S. G. Gmel.) Angstr. — Окрестности оз. Амут, смешанный лес, на просеке, 15 VIII 2005. Новый для Нижнего Приамурья и Буреинского флористического района вид. На Дальнем востоке очень редок. Н. Н. Цвелёв (1991) для Приморского и Хабаровского краев и Амурской обл. указывает всего 5 местонахождений, из них 3 — у Владивостока. В Хабаровском крае указано одно местонахождение — на северном Сихотэ-Алине. Включен в «Красную книгу Хабаровского края» (Красная книга..., 1999; Шлотгауэр и др., 2001; Шлотгауэр, Крюкова, 2005).

Calypso bulbosa (L.) Oakes — Окрестности пос. Горный, долина р. Силинка, ельник зеленомошный, VI 2005, В. А. Мутин. Редкий вид, включенный в «Красную книгу РСФСР» (1988) и «Красную книгу Хабаровского края» (1999).

Cardamine macrophylla Wild. — Оз. Амут, распадок, берег ручья, 15 VIII 2005. Редкий вид. Для Буреинского флористического района было указано (Беркутенко, 1988) одно местонахождение.

Cassiope redowskii (Cham. et Schlecht.) G. Don — На каменистых россыпях по сопкам в долине оз. Амут, 11 VII 2000. Редкий гольцовый вид, указывается для материковой части юга российского Дальнего Востока (РДВ) (Хохряков, Мазуренко, 1991).

Ephippianthus sachalinensis Reichenb. fil. — Окрестности оз. Амут, склон сопки, горный ельник, 16 VIII 2005. Редкое растение, включенное в «Красную книгу РСФСР» (1988) и «Красную книгу Хабаровского края» (1999). Для района нижнего течения Амура и Буреинского флористического района приводится впервые. Ближайшие местонахождения показаны на северном Сихотэ-Алине и в верховье реки Урми (Вышин, 1996; Красная книга..., 1999; Шлотгауэр и др., 2005).

Galium kamtschaticum Steller ex Schult. fil. — Окрестности оз. Амут, ельник, 04 VII 1996. Редкий вид, встречается единично. Новый вид для Буреинского флористического района. На материковой части РДВ указывается только в низовьях Амура, на Сихотэ-Алине (Петелин, 1991) и в Комсомольском заповеднике (Ван, 1997).

Geranium erianthum DC. — Долина р. Амут, склон, смешанный лес, 24 VII 2005. Для Буреинского флористического района ранее (Цыренова, 1988) не указывался.

Goodyera repens (L.) R. Br. — Окрестности оз. Амут, склон сопки, ельник зеленомошный, 16 VIII 2005. Редкий вид.

Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. — Окрестности оз. Амут, склон сопки, осыпи камней, моховая подушка, 15 VIII 2005. В данном местообитании, как и в зарослях кедрового стланика, растут экземпляры до 5 см выс., с отогнутыми вниз нижними филлоидами. Типичные образцы, высотой до 15 см, отмечены нами в зеленомошном ельнике. Новый для Буреинского флористического района вид (Харкевич, 1985), включенный как редкий реликтовый вид в «Красную книгу Хабаровского края» (Красная книга..., 1999; Шлотгауэр и др., 2005).

Juncus filiformis L. — Берег оз. Амут, мочажина, 25 VII 2005. Для Буреинского флористического района В. С. Новиков (1985) этот вид не указывает.

Leucanthemum vulgare Lam. — Берез оз. Амут, обочина дороги, 24 VII 2005. Заносное. Для Буреинского флористического района и Нижнего Приамурья в обработке сложноцветных (Баркалов и др., 1992) местонахождения не приводятся.

Lilium pensylvanicum Ker-Gawl. — Правый берег оз. Амут, опушка леса, 25 VII 2005. Редкий вид. Рекомендован для включения во второе издание «Красной книги Хабаровского края» (Шлотгауэр и др., 2005).

Listera cordata (L.) R. Br. — Оз. Амут, ельник на вершине сопки, 04 VII 1996. Редкий вид, новый для Буреинского флористического района и Нижнего Амура.

Lonicera edulis Turcz. ex Freyn — Окрестности оз. Амут, склон сопки, ельник, 26 VII 2005. Для Буреинского флористического района ранее (Недолужко, 1987) не указывался.

Osmundastrum asiaticum (Fern.) Tagawa — Окрестности оз. Амут, водораздел, ельник папоротниковый, 15 VIII 2005. Дальневосточный неморальный вид, находящийся в долине Нижнего Амура на северном пределе распространения. На хр. Мяо-Чан очень редок.

Pedicularis kuznetzovii Kom. — Окрестности оз. Амут, на сопке в пихтово-еловом зеленомошном лесу, 11 VII 2000. Вид, растущий в горных ельниках и имеющий ареал, представленный на материковой части РДВ 3 участками. Первый — на среднем Сихотэ-Алине, второй — на стыке Баджальского и Буреинского хребтов (верховья рек Горин, Амгунь, Урми), и третий, небольшой по площади — на хр. Тукурингра-Джагды. Указывается также для Якутии (Иванина, 1991). В окрестностях оз. Амут местами доминирует в травяном покрове зеленомошных ельников.

Primula farinosa L. — Влажный луг на берегу оз. Амут, 08 VII 2003. Редкий декоративный вид. В бассейне Нижнего Амура Н. С. Пробатова (1985) указывает 2 местонахождения.

Pyrola minor L. — Окрестности оз. Амут, склон сопки, ельник, 26 VII 2005. Редкий на Нижнем Амуре вид, в обработке А. П. Хохрякова и М. Т. Мазуренко (1991) для нашего района не приводится.

Rhodiola stephanii (Cham.) Trautv. et C. A. Mey. — Берег оз. Амут, сырой луг, 25 VII 2005. В Буреинском флористическом районе указывается (Безделева, 1995) одно местонахождение. Наша находка, видимо, на южном пределе распространения вида на РДВ.

Rhododendron aureum Georgi — Оз. Амут, подножие сопки, по краю стланиковых зарослей, 25 VII 2005. Для Буреинского флористического района указывается (Хохряков, Мазуренко, 1991) одно местонахождение в верховьях р. Амгунь.

Rubus komarovii Nakai — Берег ручья, 15 VIII 2005. Редкий вид, для бассейна Нижнего Амура не приводится. Ближайшие местонахождения: на севере — верховье р. Буреи, на юге — средний Сихотэ-Алинь (Якубов и др., 1996).

Salix saxatilis Turcz. ex Ledeb. — Пойма р. Амут, образует заросли вдоль русла, 28 VII 2005. Редкий горный вид, ранее на Нижнем Амуре не указывался. Ближайшие местонахождения — верховье р. Амгунь и северный Сихотэ-Алинь (Недолужко, 1995).

Saussurea parviflora (Poiz.) DC. — Окрестности оз. Амут, распадок по ручью, 16 VIII 2005. В обработке В. Ю. Баркалова (Баркалов и др., 1992) приводится только для Нюкжинского флористического района и северного Сихотэ-Алиня, причем указывается, что Сихотэ-Алиньские растения отличаются от типичных образцов по ряду признаков. Собранные нами растения, на наш взгляд, ближе по морфологии к нюкжинским популяциям. Растущий по всему югу РДВ близкий вид *S. neoserrata* Nakai отличается от *S. parviflora* более узкими трубчатыми обертками корзинок (Баркалов и др., 1992). У наших образцов обертки трубчато-колокольчатые, расширяющиеся кверху.

Sorbus sambucifolia Cham. et Schlecht. — Окрестности оз. Амут, склон сопки, ельник, 25 VII 2005. Вид, новый для Буреинского флористического района. Эндемик Дальнего Востока. Распространен по приморским районам региона от Северо-Восточного Китая и Японии до Камчатки (Якубов и др., 1996). Наше местонахождение самое западное на Амуре, ближайшие — на северном Сихотэ-Алине и на р. Амгунь.

Spiraea beauverdiana Schneid. — Окрестности оз. Амут, кустарничковые заросли, 25 VII 2005. Редкий в Буреинском флористическом районе вид. Ближайшее местонахождение — в верховьях р. Урми (Якубов и др., 1996).

Stellaria fenzlii Regel — Окрестности оз. Амут, склон сопки, просека, 15 VIII 2005. Вид с приохотским типом ареала, на материковой части РДВ отмечался только на побережье Охотского моря и на востоке северного и среднего Сихотэ-Алиня (Павлова, Безделева, 1996). Наше местонахождение самое западное.

Streptopus streptopoides (Ledeb.) Frye et Rigg — Окрестности оз. Амут, склон сопки, ельник, 27 VII 2005. Встречается редко, одиночными экземплярами.

Swertia stenopelata (Regel et Til.) Pissjauk. — Окрестности оз. Амут, распадок, берег ручья, 15 VIII 2005. Новый для Нижнего Приамурья вид. Ближайшее местонахождение на материковой части РДВ — бассейн р. Уды (Харкевич, 1995).

Toisusu cardiophylla (Trautv. et Mey.) Kimura — Р. Амут, пойменный лес, 25 VII 2005. Доминант прируслового леса вблизи озера. Ближайшие местонахождения — верховье р. Амгунь и северный Сихотэ-Алинь (Недолужко, 1987).

Trientalis arctica Fisch. ex Hook. — Окрестности оз. Амут, склон сопки, на просеке, 26 VI 2005. Новый для Буреинского флористического района северопацифический вид. Наше местонахождение, вероятно, самое западное на Нижнем Амуре (Пробатова, 1985).

Trollius riederianus Fisch. et C. A. Mey. — Берег оз. Амут, луг, 25 VII 2005. Новый для Нижнего Амура вид. Ближайшие местонахождения — северный Сихотэ-Алинь и верховье р. Буреи (Луферов, Стародубцев, 1995).

Vaccinium myrtillus L. — Окрестности оз. Амут, склон сопки, ельник, 26 VII 2005. На более пологих верхних участках склонов местами развиты ельники-черничники. На РДВ наше местонахождение самое южное (Хохряков, Мазуренко, 1991).

Viola kusnezowiana W. Beck. — Р. Амут, шлейф склона, смешанный лес, 25 VII 2005. Дальневосточный эндемик, ареал которого находится в пределах Амгуньского, восточной части Буреинского и северной части Уссурийского флористических районов, от бассейна р. Уды до северного Сихотэ-Алиня (Пробатова и др., 2001). Рекомендован для охраны в Хабаровском крае (Шлотгауэр и др., 2005). На указанном местообитании доминирует в травяном покрове. Изредка среди вегетирующих экземпляров встречались особи со вскрывшимися коробочками. В это же время на моховых подушках на камнях у подножия обрыва встречались цветущие экземпляры примерно втрое меньших размеров.

Weigela middendorffiana (Carr.) C. Koch — Окрестности оз. Амут, склон сопки, ельник, 25 VII 2005. Встречается обычно по краю стланиковых зарослей, по берегам ручьев. Вид с приохотским типом ареала; находится здесь на западном пределе распространения (Недолужко, 1987).

Благодарности

Авторы искренне признательны В. А. Баркалову, Т. А. Безделевой, А. Е. Кожевникову и Н. С. Павловой и Н. С. Пробатовой за просмотр гербария и помощь в определении материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баркалов В. Ю., Коробков А. А., Цвелёв Н. Н. Сем. Астровые (Сложноцветные) — *Asteraceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1992. Т. 6. С. 9—414.

Безделева Т. А. Сем. Толстянковые — *Crassulaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т. 7. С. 214—235.

Беркутенко А. Н. Сем. Капустные — *Brassicaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1988. Т. 3. С. 38—115.

Ван В. М. К флоре Комсомольского заповедника (Дальний Восток России) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 113—118.

Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой В. Г., Шретер А. И. Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л., 1966. 489 с.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Вышин И. Б. Сем. Ятрышниковые, орхидные — *Orchidaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1996. Т. 8. С. 301—339.

Иванина Л. И. Сем. Норичниковые — *Scrophulariaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 287—372.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 591 с.

Красная книга Хабаровского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Хабаровск, 1999. 464 с.

Кукушкин И. А. Некоторые особенности горно-таежного лимногенеза на примере озера Амут (Хабаровский край) // Экологические и экономико-географические аспекты краеведческой подготовки учителей географии. Межвуз. сб. науч. трудов. Хабаровск, 1991. С. 126—132.

Луферов А. Н., Стародубцев В. Н. Сем. Лютиковые — *Ranunculaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т. 7. С. 9—145.

Недолужко В. А. Сем. Жимолостевые — *Caprifoliaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 277—301.

Недолужко В. А. Сем. Ивовые — *Salicaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т. 7. С. 145—212.

Новиков В. С. Сем. Ситниковые — *Juncaceae* // — Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 57—89.

Павлова Н. С., Безделева Т. А. Сем. Гвоздичные — *Caryophyllaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1996. Т. 8. С. 28—125.

Петелин Д. А. Сем. Мареновые — *Rubiaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 212—234.

Пименов М. Г. Сем. Сельдерейные — *Apiaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 203—277.

Пробатова Н. С. Сем. Первоцветовые — *Primulaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 138—170.

Пробатова Н. С., Безделева Т. А., Рудыка Э. Г. Числа хромосом, таксономия и распространение дальневосточных фиалок // Комаровские чтения. Вып. 48. Владивосток, 2001. С. 85—124.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Под ред. С. С. Харкевич. Л.; СПб., 1985—1996. Т. 1—8.

Харкевич С. С. Сем. Баранцовые — *Huperziaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 37—41.

Харкевич С. С. Сем. Горечавковые — *Gentianaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т. 7. С. 253—279.

Хохряков А. П., Мазуренко М. Т. Сем. Вересковые — *Ericaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 119—166.

Цвелёв Н. Н. Сем. Гречиховые — *Polygonaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1989. Т. 4. С. 25—122.

Цвелёв Н. Н. Сем. Ужовниковые — *Ophioglossaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 14—17.

Цвелёв Н. Н. Сем. Заразиховые — *Orobanchaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1996. Т. 8. С. 149—252.

Цыренова Д. Ю. Сем. Гераниевые — *Geraniaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1988. Т. 3. С. 140—150.

Шлотгауэр С. Д., Крюкова М. В., Антонова Л. А. Сосудистые растения Хабаровского края и их охрана. Владивосток; Хабаровск, 2001. 194 с.

Шлотгауэр С. Д., Крюкова М. В. Редкие и исчезающие виды сосудистых растений Хабаровского края // Комаровские чтения. Вып. 51. Владивосток, 2005. С. 57—79.

Якубов В. В., Недолужко В. А., Шанцер И. А., Тихомиров В. Н., Румянцев С. Д. Сем. Розовые — *Rosaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1996. Т. 8. С. 125—246.

SUMMARY

Data are given in 38 new and rare species from Myao-Chan Mountains (Khabarovsk Territory). Two of the species are included in the Red Data Book of Russia, 3 in the Red Data Book of Khabarovsk Territory, and 2 are recommended to be included in the second edition of the Red Data Book of Khabarovsk Territory. 9 species are for the first time recorded in the Lower Amur, and 12 species in the Bureya floristic district.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35

© Р. И. Гагнидзе, Ц. Н. Гвиниашвили, Л. Д. Джинджолиа

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ФЛОРЫ ГРУЗИИ

R. I. GAGNIDZE, Ts. N. GVINIASHVILI, L. D. DJINDJOLIA.
CHROMOSOME NUMBERS OF SOME SPECIES OF THE GEORGIAN FLORA

Институт ботаники
380028 Тбилиси, пр. Чавчавадзе, 1
E-mail: botanins@gw.acnet.ge
Поступила 27.06.2006

Приведены числа хромосом для 18 видов флоры Грузии, из них для 7 — впервые.
Ключевые слова: числа хромосом, Грузия.

Все процитированные ниже образцы растений собраны на территории Грузии. Они хранятся в гербарии Института ботаники (TBI).

Звездочкой отмечены виды, числа хромосом которых приводятся впервые.

ALLIACEAE

Allium szovitsii Regel, **2n = 48.** Грузия, верховья р. Аргун, Хинос — хорхи, 2800—3000 м над ур. м., 1997 г., № 1321, Ш. Шетекаури.

A. atroviolaceum Boiss., **2n = 16.** Грузия, Мцхета, окр. сел. Ничбиси, известняковый массив, 700 м над ур. м., 1998 г., № 1322, Р. Гагнидзе, Ц. Гвиниашвили.

ASTERACEAE

Centaurea bagadensis Woronow, **2n = 30.** Грузия, ущелье р. Кодори, 800 м над ур. м., 1985 г., № 1131—1132, Л. Джинджолиа.

C. bella Trautv., **2n = 58—60.** Грузия, р-н Боржоми, окр. сел. Цагвери, 1200 м над ур. м., 1997 г., № 1157—1158, Л. Джинджолиа.

C. cheiranthifolia Willd., **2n = 18.** Грузия, р-н Боржоми, окр. сел. Бакуриани, 1450 м над ур. м., 1999 г., № 1202, Л. Джинджолиа.

C. solstitialis L., **2n = 16.** Грузия, Тбилиси, окр. оз. Лиси, 650 м над ур. м., 1999 г., № 1207, Л. Джинджолиа.

CARYOPHYLLACEAE

Gypsophila elegans* Bieb., **2n = 34. Грузия, Казбеги, левый борт ущелья р. Терек, 1700 м над ур. м., 1996 г., № 1313, Ц. Гвиниашвили.

Silene lacera (Stev.) Sims, **2n = 18.** Грузия, Казбеги, между сел. Гергети и сел. Паншети, 1750 м над ур. м., 1996 г., № 1316, Ц. Гвиниашвили.

S. linearifolia* Otth, **2n = 24. Грузия, Казбеги, левый борт ущелья р. Терек, окр. сел. Паншети, 1750 м над ур. м., 1996 г., № 1309, Ц. Гвиниашвили.

S. pygmaea Adams, **2n = 24.** Грузия, Казбеги, левый борт ущелья рек Терек, окр. сел. Гвелети, 1500 м над ур. м., 1996 г., № 1303, Р. Гагнидзе.

Telephium orientale* Boiss., **2n = 18. Грузия, р-н Боржоми, окр. сел. Цагвери, 1050 м над ур. м., 1998 г., № 1305, Ц. Гвиниашвили.

CHENOPODIACEAE

Chenopodium sosnowskyi* Kapeller, **2n = 18. Грузия, юго-восточное побережье оз. Паравани, 2000 м над ур. м., 1992 г., № 1317, Р. Гагнидзе, Ш. Шетекаури, Г. Кучухидзе.

GENTIANACEAE

Gentiana cruciata L., **2n = 52.** Грузия, Малый Кавказ, массив Дидгори, 1600 м над ур. м., 1997 г., № 1312, Р. Гагнидзе.

GLOBULARIACEAE

Globularia trichosantha Fisch. et C. A. Mey., **2n = 16.** Грузия, Мцхета, окр. сел. Ничбиси, известняковый массив, 650 м над ур. м., 1998 г., № 1319, Р. Гагнидзе, Ц. Гвиниашвили.

PAPAVERACEAE

Chelidonium majus L., **2n = 10.** Грузия, окр. Боржоми, 1997 г., № 1323, Д. Капанадзе.

RANUNCULACEAE

Ceratocephala falcata* Pers., **2n = 14. Грузия, Казбеги, окр. сел. Паншети, 1800 м над ур. м., 1996 г., № 1318, Ц. Гвиниашвили.

SCROPHULARIACEAE

Linaria meyeri* Kuprian., **2n = 12. Грузия, Казбеги, между сел. Гергети и сел. Паншети, 1700 м над ур. м., 1996 г., № 1308, Ц. Гвиниашвили.

VALERIANACEAE

Valerianella dentata (L.) Poll., **2n = 14.** Грузия, Мцхета, окр. сел. Ничбиси, известняковый массив, 700 м над ур. м., 1997 г., № 1304, Р. Гагнидзе, Ц. Гвиниашвили.

SUMMARY

The chromosome numbers of 18 species are cited, those of 7 species for the first time. All the cited specimens are collected in Georgia. The herbarium sheets are kept in TBI.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© З. И. Адзинба,[1, 3] И. А. Ильинская,[2] С. М. Читанава[3]

АЛЬФРЕД АЛЕКСЕЕВИЧ КОЛАКОВСКИЙ (1906—1997)
(к столетию со дня рождения)

Z. I. ADZINBA, I. A. ILJINSKAJA, S. M. CHITANAVA.
ALFRED ALEKSEEVICH KOLAKOVSKY (1906—1997):
TO THE CENTENARY OF HIS BIRTHDAY

[1] Институт экологии горных территорий КБНЦ РАН, г. Нальчик
E-mail: adzinba zurab@mail.ru
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: binadmin@OK3277.spb.edu
[3] Институт ботаники Академии наук Абхазии, 384900 Сухуми, ул. Гулия, 22
E-mail: szitanava_saveli@mail.ru
Поступила 14.06.2006

А. А. Колаковский родился 24 февраля 1906 г. в Киеве. Закончив школу в Кировабаде в 1924 г., он поступает на сельскохозяйственный факультет Тбилисского политехнического института. Уже со 2-го курса студент Колаковский проявляет интерес к ботаническим исследованиям, принимает участие в экспедициях по изучению растительности Закавказья под руководством известного исследователя флоры и растительности Кавказа А. А. Гроссгейма и начинает публиковать научные статьи. С 1926 г. он становится членом Всероссийского ботанического общества.

Окончив институт в 1930 г. А. А. работает в сельскохозяйственных учреждениях Азербайджана, применяя хорошую научную подготовку на практике, сочетая ее с качествами ученого-полевика. В 1933 г. молодой ученый, узнав о возможности попасть в экспедицию Д. И. Сосновского по изучению горных пастбищ Абхазии, соглашается на единственную вакансию рабочего. Пройдя пешком от Сухуми до верховий Чхалты и поднявшись на гору Эрцаху, Альфред Алексеевич был покорен богатой природой абхазских гор, их буйной и разнообразной растительностью, особенно после полупустынных ландшафтов восточного Закавказья.

В это время в Абхазии проводились исследования производительных сил, связанные с требованиями народного хозяйства. Именно с этим периодом комплексных, в том числе и ботанических исследований связано начало научной деятельности Колаковского. Он соглашается на предложение директора Абхазского научно-исследовательского института краеведения А. К. Хашба работать в этом институте. В 1934 г. А. А. переезжает в Абхазию с семьей навсегда, посвятив свою жизнь любимому делу, возглавив все работы по ботаническому исследованию края. Продолжаются исследования всех альпийских пастбищ, составляются карты растительности каждого пастбища и общая карта с их названиями. В 1939 г. на этом материале А. А. успешно защищает кандидатскую диссертацию. Одновременно проводится изучение флоры и растительности Рица — Ауадхарского заповедника,

Рис. 1. А. А. Колаковский — молодой ученый.

постоянно пополняется гербарий и идет изучение всей флоры Абхазии. На основе собранного богатого материала А. А. Колаковский готовит 4-томную «Флору Абхазии», два тома которой вышли до Великой Отечественной войны (1938 и 1939 гг.). Такой подробной «Флоры» по территории СССР еще не издавалось и неудивительно, что она была удостоена премии на конкурсе молодых ученых и получила высочайшие отзывы таких корифеев-ботаников, как А. А. Гроссгейм, Н. А. Буш и Н. И. Вавилов. В 1939 г. А. А. Колаковский организует на Ах-Аге Альпийский стационар, где продолжается работа над методами рационального использования и улучшения альпийских пастбищ Абхазии.

Во время Великой Отечественной войны, являясь заместителем директора Ботанического сада на территории Сухумского дендропарка им. Н. Н. Смецкого, А. А. Колаковский оказывал помощь частям Красной Армии, размещавшимся здесь для реабилитации. Одновременно вместе со своей супругой В. С. Ябровой занимается выявлением лекарственных растений, так необходимых в то время для фронта.

В 1945 г. Ботанический сад становится самостоятельным учреждением, и А. А. Колаковский назначается заведующим отделом ботаники, оставаясь его бессменным руководителем до конца жизни. Защитив в 1947 г. докторскую диссертацию по фитоландшафтам Абхазии и их истории, А. А. разработал методику сохранения пицундской сосновой рощи, получив патент за изобретение. Он заканчивает и издает 3-й и 4-й тома «Флоры Абхазии» (1948 и 1949 гг.). География флористических и фитоландшафтных исследований А. А. Колаковского расширяется, охваты-

Рис. 2. А. А. Колаковский в рабочем кабинете.

вает все западное Закавказье и в результате в 1961 г. в Москве выходит прекрасная монография «Растительный мир Колхиды». Глубокий анализ материала, накопленного за все предыдущие годы, позволил ученому сделать соответствующие обобщения и выделить особую Средиземноморскую область, охватывающую горные системы Евразии.

За 30 лет был накоплен богатый материал по современной флоре Абхазии. А. А. открыто и описано около 40 новых для науки видов растений, обнаружено много новых для Абхазии растений. Готовится и в 1980-е годы выходит в свет второе, 4-томное издание «Флоры Абхазии». Большую помощь в подготовке второго издания ученому оказывают все сотрудники отдела и особенно его верная соратница по работе и спутница по жизни доктор биологических наук В. С. Яброва-Колаковская.

При активном участии А. А. пополняется до 45 тыс. листов гербарий уникальной, рефугиальной Колхидской флоры, который в 1986 г. вошел в список важнейших гербариев мира.

А. А. занимался изучением растительности охраняемых территорий. В 1987 г. выходит по его инициативе и под его редакцией монография о Пицунда-Мюссерском заповеднике с подробной картой растительности. Предлагается создание природного национального парка в Западной Абхазии, где сконцентрированы редкие виды растений.

Во время событий в Абхазии, находясь в блокированном Сухуми, не взирая на голод, холод, непрерывные артобстрелы, А. А. Колаковский продолжал работать. По его инициативе был собран весь брошенный по пустым отделам гербарий, им же по-новому систематизированный и этикетированный. Вместе с С. Д. Агрба и З. И. Адзинба он спасает ценнейшую библиотеку Ботанического сада, пострадавшую от артобстрела, и упорно работает над монографией по семейству колокольчиковых, изданную в 1995 г. в Москве Международной ассоциацией абхазо-абазинского (абаза) народа.

Стремясь сделать более доступным знакомство с флорой Абхазии, А. А. Колаковский подготовил к печати «Определитель растений Абхазии», который, к сожалению, ждет своего издания. На основе богатейших знаний и опыта, анализируя роль горных территорий Земли в эволюции флор, он проводит новое флористическое районирование земного шара. Этому была посвящена последняя изданная в 2002 г. монография ученого «Средиземногорная область — арена эволюции флоры северного полушария». Как он сам говорил: «Это моя „лебединая песня"». В эту работу А. А. Колаковский вложил весь потенциал своих богатых знаний.

В возрасте 44 лет А. А. увлекся палеоботаникой. В феврале 1950 г. он начал раскопки сначала на территории Сухумского ботанического сада, а затем продолжил их в течение 4 мес. в 8 пунктах на Сухумской горе. В результате было собрано 1215 образцов с отпечатками растений и 38 образцов с фауной моллюсков. Обработка последних позволила Г. Ф. Челидзе установить позднеплиоценовый возраст флороносных отложений. Уже в 1951 г. была опубликована краткая информация А. А. о сухумской флоре со списком 43 видов, а в 1952 г. в «Трудах Сухумского ботанического сада» было опубликовано описание 45 видов этой флоры с 65 авторскими рисунками. Такие сжатые сроки обработки флоры оказались возможными благодаря прекрасному знанию А. А. современной флоры Кавказа и тому, что эта флора сложена в основном современными видами. Коллекция Сухумской флоры, хранившаяся в Сухуми, полностью погибла во время пожара 1986 г. Сохранилась ее небольшая часть (148 образцов с 24 видами), которая была подарена Колаковским Отделу палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН и Абхазскому государственному музею (23 образца с 7 видами).

С 1951 г. А. А. начал раскопки и обработку понтической флоры Кодора. Сборы проводились им при участии Г. Ш. Ратиани и А. К. Шакрыл в течение 10 лет, за это время было организовано 8 экспедиций. Было выбрано более 300 м^3 породы в 15 разрезах. Отдельные глыбы породы раскалывались клиньями. Всего было собрано около 10 500 образцов, заключающих преимущественно отпечатки листьев (фитолеймы сохранились только у некоторых хвойных и лавровых, они исследованы А. К. Шакрыл). Кроме остатков растений было собрано небольшое количество остатков моллюсков. Понтический возраст флороносных отложений установлен И. Г. Тактакишвили по фауне моллюсков, а геологическое исследование разрезов выполнено Л. А. Ябровой. При составлении монографии флоры Кодора было использовано около 2500 образцов. Всего отсюда определен 181 вид. Из них 90 видов — новые. По объему материала и богатству систематического состава понтическая флора Кодора может быть сравнена с знаменитой флорой Энингена.

Флора Кодора неожиданно оказалась очень экзотичной: она содержит значительное число видов, связанных с современными индо-малайскими видами: *Boerlagiodendron grandidentatum*, *Brassiopsis mirabilis*, *Cyclobalanopsis kryshtofovichii* и другими, и роды, характерные для флоры олигоцена—среднего миоцена Европы — *Libocedrus*, *Chamaerops*, *Castanopsis*, *Cyclobalanopsis*, *Cinnamomophyllum*, *Laurus*, *Lindera*, *Oreodaphne*, *Persea* и другие — А. А. объясняет этот феномен особым расположением Колхиды, которое обеспечило ей статус рефугиума. Описание понтической флоры Кодора опубликовано в «Трудах Сухумского ботанического сада» (1954, 1957, 1959, 1960) с 426 документально точными авторскими рисунками и в монографии «Плиоценовая флора Кодора» (1964) с 488 фотографиями. Следует отметить, что граница миоцена и плиоцена в 1964 г. проводилась по подошве понта, тогда как в настоящее время она проводится по его кровле и понт венчает миоцен. Изменение флоры в Колхиде соответствует новому статусу понта: флора понта Колхиды меньше отличается от ее сарматской флоры, чем от флоры киммерия.

Значительная часть коллекции флоры понта Кодора, в том числе и все голотипы новых видов, за исключением *Magnolia vittae*, погибла в пожаре 1986 г. От нее остался голотип *Magnolia vittae* и еще 216 образцов с 55 видами, подаренные

А. А. БИН, и 37 образцов с 28 видами, экспонированные в Абхазском государственном музее.

Кроме Кодора, понтическая флора была исследована А. А. в Пицунде. Ее раскопки проведены в 1958 г. также при участии Ратиани и Шакрыл. По определению Л. Ш. Давиташвили, флороносные отложения относятся к верхнему понту. Всего было собрано 277 образцов. Результаты их обработки опубликованы в 1962 г. в «Трудах Сухумского ботанического сада» (вып. 14). Всего определено 28 видов (из них 6 совместно с Шакрыл, исследовавшей эпидерму), 2 приведены только в списке, а 26 описаны и изображены. Описание сопровождается 35 рисунками и 45 микрофотографиями. Отсюда А. А. описал по шишке новый вид сосны и 2 новых вида *Laurophyllum* (совместно с Шакрыл). По составу эта флора больше похожа на флору киммерия, чем понта.

В 1953 и 1964 гг. А. А. провел раскопки в мэотических отложениях Кодора. Было собрано более 700 образцов с отпечатками листьев с фитолеймой и около 60 образцов семян и плодов. Всего описано 27 видов, из них 5 совместно с Шакрыл. Описания и изображения — 34 авторских документально точных рисунка и 10 микрофотографий — опубликованы в 1970 г. в «Трудах Сухумского ботанического сада» (вып. 17). Во флоре доминируют *Castanopsis* и разнообразные лавровые — флора однотипна с флорой понта.

С 1952 г. А. А. начал с участием Ратиани и Шакрыл раскопки на р. Дуаб, он продолжил их в 1953 и 1956 гг. В 1956 г. в раскопках приняли участие П. И. Дорофеев и И. Н. Свешникова. Киммерийский возраст флороносных отложений установил А. Г. Эберзин по фауне моллюсков. Образцы из этого местонахождения отличаются хорошей сохранностью эпидермы, обилием карпологических остатков и остатков мхов, пыльцы и наличием лигнитизированных кусков древесины. Всего было собрано 1100 образцов с отпечатками листьев и плодов, карпологическая коллекция из 75 видов и коллекция остатков мхов, содержащая 37 видов, обработанных И. И. и А. Л. Абрамовыми. А. А. обработал 91 вид (из них 9 совместно с Шакрыл) и сделал 106 рисунков. Результаты обработки опубликованы в 1956 и 1958 гг. в «Трудах Сухумского ботанического сада» (вып. 9, 11). Эта флора отличается от понтической и мэотической флоры Кодора утратой экзотических *Fagaceae* и *Araliaceae* при большом разнообразии лавровых. Коллекция отпечатков почти полностью погибла в пожаре 1986 г., 8 образцов с 8 видами из нее были подарены БИН вместе с коллекцией из Кодора. Они и карпологическая коллекция из Дуаба хранятся в лаборатории палеоботаники БИНа.

Кроме Дуабской флоры А. А. обработал еще одну киммерийскую флору Багажишты (Гульрипша). Сборы проводились в течение 2 лет. В собранной коллекции обнаружены остатки 48 видов. Их описания и изображения 43 из них опубликованы в 1978 г. в «Трудах Сухумского ботанического сада» (вып. 24). А. А. выполнены 63 документально точных рисунка видов этой флоры. Для флоры характерно обилие и разнообразие *Castanopsis*. И. А. Ильинской представляется возможным, что эта флора не киммерийская, а понтическая. Два образца этой коллекции с 2 видами экспонированы в Абхазском государственном музее.

В 1966 А. А. вместе с А. К. Шакрыл собирает коллекцию сарматской флоры в окрестностях сел Бармыш и Мугодзырхва (в каталоге просто Бармыш) и Гвида. Всего в них установлено 96 видов, описание которых опубликовано частично в «Ботаническом журнале», (1968) и в 1974, 1976 гг. в «Трудах Сухумского ботанического сада» (вып. 1922). Эти публикации иллюстрированы 25 фотографиями и 156 документально точными авторскими рисунками. Остатки растений представлены не только отпечатками, но и фитолеймами и лигнифицированными шишками и плодами. Флора содержит 25 новых видов. Для флоры характерно разнообразие голосеменных — 10 родов, из которых 3 вымершие, и 14 видов. Также характерно разнообразие лавровых — 10 видов, относящихся к 7 родам. Субтропический элемент представлен экзотическими бобовыми, видом *Mastixia*, мирзиновыми, *Castanopsis*, аралиевыми и лавровыми. Обилием видов, связанных с влажным субтропическим климатом, сарматская флора Абхазии походит на флоры олигоцена—среднего миоцена Европы — это феномен колхидского рефугиума. А. А. утверждает, что анализ ископаемых остатков позволяет говорить о существовании в сармате Абхазии низкогорного пояса типичных вечнозеленых субтропических лесов с преобладанием лавровых.

Наряду с типичными субтропическими вечнозелеными видами в сарматских флорах Абхазии довольно хорошо представлены листопадные виды, свойственные главным образом влажному теплоумеренному и даже умеренному климату. Они были, видимо, распространены преимущественно в более высоких лесных поясах. А. А. отмечает значительное участие во флоре сармата платана-эдификатора низовых и ущельных лесов. Три образца с 3 видами этой флоры экспонированы в Абхазском государственном музее.

В 1964 г. А. А. вместе с Ратиани и Шакрыл провел раскопки в киммерийских отложениях местонахождения Малые Шираки в Восточной Грузии. Было собрано 1300 образцов. Результаты обработки опубликованы в 1967 г. в совместной с Ратиани работе в «Трудах Сухумского ботанического сада». В ней описано 34 вида, описание сопровождается 78 документально точными рисунками. Исследование флоры Малых Ширак позволяет А. А. заключить о значительном региональном отличии киммерийской флоры Куринской депресии Восточной Грузии от одновозрастной флоры Колхиды и о ее близости с позднесарматской флорой Северного Кавказа.

Палеоботаническая деятельность А. А. не ограничивалась раскопкой и описанием перечисленных флор. Ему принадлежит сводка «Ископаемая дендрофлора Кавказа» (1961, 1963 гг.). В 1973 г. под его редакцией в 2 частях выходит «Каталог ископаемых растений Кавказа». Для создания каталога он собрал коллектив из 27 авторов и сам написал значительную часть текста по третичным папоротникам, голосеменным и покрытосеменным, составил карту 222 местонахождений, использованных в томе.

В справочном издании «Основы палеонтологии» им написаны 7 семейств.

А. А. много работал над ископаемыми *Fagaceae*. Ему принадлежит открытие рода *Ushia*, очень важного для флористического районирования палеогена.

Он опубликовал 2 работы, по ископаемым дубам: «Обзор ископаемых дубов СССР» (1972) и «Ископаемые дубы Евразии из секции *Cerris*» (1974) и является одним из основных авторов 2-го тома «Ископаемые цветковые растения СССР», для которого он обработал роды *Quercus* и *Lithocarpus*.

Заканчивая обзор палеоботанической деятельности А. А., остается еще отметить его внимание к проблеме достоверности палеоботанических определений. Почти во всех его работах она определяется по 5-балльной системе, а в «Каталоге ископаемых растений Кавказа» — по 3-балльной системе. Однако, как показывает время, достоверными являются только определения с индексом 5, а для Каталога 3, тогда как многие определения с индексом 2 уже подверглись переопределению.

А. А. Колаковский внес колоссальный вклад в познание ископаемой флоры, хотя собранные им замечательные коллекции на 90 % погибли, в том числе и голотипы 150 описанных им новых видов, однако сохранились опубликованные 963 документально точных рисунка и 573 фотографии отпечатков. Как показывает проведенная ревизия ископаемых видов, опубликованная в 4-м томе «Ископаемых цветковых», имеющихся изображений достаточно для определения систематического положения описанных А. А. видов.

Трудно поверить, что все это сделал один человек менее чем за 30 лет. Несомненно, что его удивительной результативности способствовала его жена Витта Савельевна Яброва-Колаковская, входившая во все его планы и заботы и составлявшая с ним одно целое.

А. А. Колаковским опубликовано около 200 научных работ,[1] среди которых около 20 капитальных монографий, отличающихся глубиной исследовательской мысли и ставших известными в научном мире, которому он открыл истинные богатства природы Абхазии.

Альфред Алексеевич бескорыстно и с удовольствием делился своими богатейшими знаниями и опытом с многочисленными учениками и коллегами.

Этот доброжелательный, светлый, отзывчивый и очень скромный человек, оптимист, ученый с мировым именем навсегда останется в памяти своих благодарных учеников и коллег.

---

[1] Список опубликованных работ А. А. Колаковского см.: Бот. журн. 1967. Т. 52. № 3. С. 438—441; 1988. Т. 73. № 5. С. 744—746; 1996. Т. 81. № 5. С. 104—105.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58

© М. Г. Пименов

D. Aechrimann, K. Lauber, D. M. Moser, J.-P. Theurillat.
Flora alpina. Atlas des 4500 plantes vasculaires des Alpes. Photographies en couleurs De Konrad Lauber et croquis D'André Michel. Vol. 1. 1159 p. Vol. 2. 1188 p. Vol. 3. 323 p. Paris: Belin (franc.); Bern: Haupt Verlag (deutsch.); Bologne: Zannicheli (ital.). 2004.
(*Д. Эшриманн, К. Лобер, Д. М. Мозер, Ж.-П. Тюрилла.* Альпийская флора. Атлас 4500 сосудистых растений Альп. Цветные фотографии Конрада Лобера и рисунки Андре Мишеля. 2004)

M. G. PIMENOV. *D. AECHRIMANN, K. LAUBER, D. M. MOSER, J.-P. THEURILLAT.*
FLORA ALPINA. ATLAS DES 4500 PLANTES VASCULAIRES DES ALPES.
PHOTOGRAPHIES EN COULEURS DE KONRAD LAUBER ET CROQUIS D'ANDRÉ MICHEL.
VOL. 1. 1159 P. VOL. 2. 1188 P. VOL. 3. 323 P. PARIS: BELIN (FRANC.);
BERN: HAUPT VERLAG (DEUTSCH.); BOLOGNE: ZANNICHELI (ITAL.). 2004.

Ботанический сад Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова
Ленинские горы, 119992, Москва
E-mail: mgpimenov@mail.ru
Поступила 23.05.2006

Европейская флористическая литература пополнилась новым капитальным изданием. Швейцарские ботаники D. Aechrimann (Женева, Conservatoire et Jardin Botaniques [CJBG]), K. Lauber (Берн), D. M. Moser (Берн) и J.-P. Theurillat (Champex-Lac, Valais) выпустили трехтомный атлас под названием «Альпийская флора» (Flora alpina; может быть, более корректно перевести заглавие на русский как «Флора Альп») (рис. 1). В подготовке издания принимали участие ботаники из всех 7 альпийских стран (Германия, Австрия, Франция, Италия, Лихтенштейн, Словения и Швейцария).

Это неординарное событие в европейской ботанике, которая не может пожаловаться на недостаток флористических сводок и определителей растений различного типа и объема как по географическим границам, так и по характеру представляемого материала. Однако, как пишет в предисловии директор CJBG проф. R. Spichiger, некоторые крупные ботаники, такие как C. Favarger, H. Merxmüller и P. Ozenda, давно отмечали лакуну в этом море литературы — отсутствие «Флоры Альп». Данный проект анонсировался CJBG в 1990 г. Книга издана в 3 вариантах — на немецком, итальянском и французском языках соответственно; моя рецензия составлена на основе французского издания.

В ряде аспектов Flora alpina — это не совсем обычная флора. В ней нет ключей для определения таксонов, а описания представлены в весьма редуцированной форме, с использованием условных знаков. С другой стороны, границы территории «Флоры» не административные, а более или менее естественно-географические,

Рис. 1. Фотокопия обложки книги «Flora alpina».

охватывающие дугу Альп в сердце Европы — 900 км с запада на восток при ширине от 130 до 250 км. Ни одна из 7 перечисленных выше стран, кроме Лихтенштейна, не входит в эту территорию полностью, а только в большей (Швейцария, Австрия) или меньшей (Германия, Словения, Италия, Франция) степени.

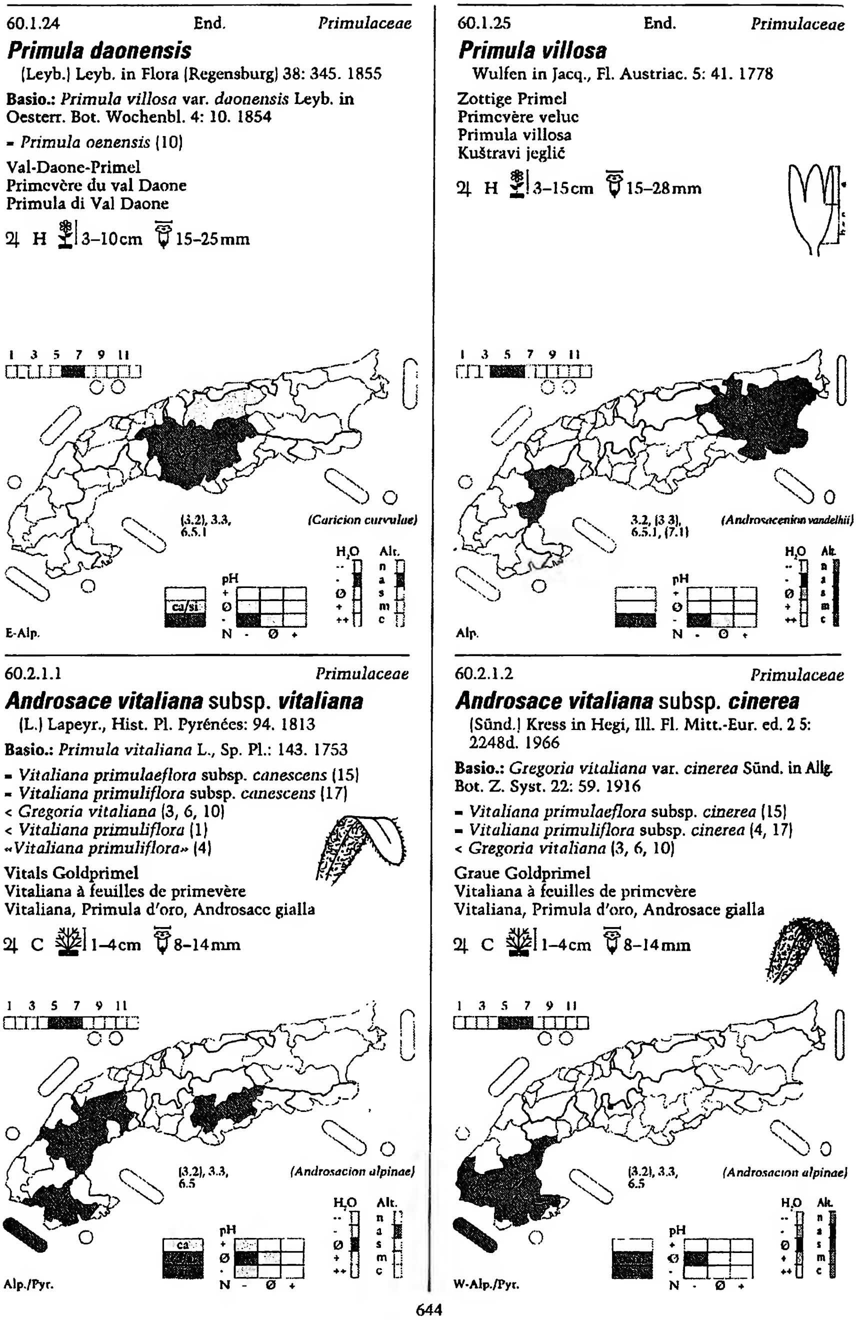
Рецензируемый иллюстрированный трехтомник общим объемом 2670 с. (с указателями) представляет собой образец современного стиля представления флористических данных, сочетает строго научную подачу материала (с учетом новейшей номенклатуры сосудистых растений и флористических находок разной степени важности, включением экологической информации и документации распространения растений на достаточно детальных картах) с прекрасными цветными фотографиями почти всех включенных видов в природе. Поэтому книге обеспечен широкий интерес не только в среде профессиональных ботаников, часто узких специалистов, но и у широкой публики, а именно заинтересованных и эрудированных любителей природы, в огромном количестве посещающих Альпы. Это, конечно, не карманный полевой определитель, в экскурсию его не возьмешь (вес всех трех томов — около 4 кг), но разобраться в выдающемся разнообразии альпийской флоры с его помощью смогут многие.

Рис. 2 представляет собой копию типичного разворота книги и позволяет составить представление о содержании и подаче материала в основной части Flora alpina (о вводной части написано ниже). Каждый разворот книги содержит информацию о 4 таксонах (главным образом видах, но иногда и подвидах): слева текст, справа иллюстрации. Соответственно этому каждая страница разделена на 4 равные части.

В текстовой части все таксоны пронумерованы. Например, *Dianthus carthusianorum* subsp. *latifolium* имеет номер 38.29.5.4, состоящий из номера семейства, номера рода, номера вида и номера внутривидового таксона. Далее приводятся указание на эндемизм или субэндемизм (или отсутствие таковых; отдельно отмечаются ксенофиты), семейство, принятое латинское название и номенклатурный источник, базионим, иногда синонимы (в очень ограниченном количестве в основном тексте, но в ряде случаев, когда таких синонимов много в 18 базовых «Флорах», их можно найти в приложении к I и II томам под номерами принятых названий), народные названия (все виды — на немецком, французском и итальянском, некоторые — также на словенском и на английском). Затем в каждом видовом или подвидовом параграфе в закодированной компактной форме приводятся морфологические и биоморфологические особенности растений — продолжительность жизни, биологическая форма (по Раункиеру), размеры и некоторые габитуальные особенности растений (7 градаций) и их репродуктивных органов (18 градаций), период цветения. Одной из центральных является информация о распространении таксона в пределах Альп (с точностью до административных выделов, таких как швейцарские кантоны, департаменты Франции или земли Австрии; рис. 3). В большинстве случаев показано присутствие или отсутствие таксона, но, кроме того, отдельные обозначения применяются для документально исчезнувших таксонов на той или иной территории. Особо отмечены выделы, где целесообразно продолжить поиски данного вида или подвида. Кратко дана информация о распространении вне Альп. Наконец, указаны высотные пределы распространения, субстраты и основные синтаксоны, к которым вид приурочен, а с помощью экологических шкал охарактеризованы некоторые другие особенности местообитаний вида. Все это помещается на одной четверти страницы книги.

На противоположной странице те же виды или подвиды иллюстрированы цветными, высокого качества фотографиями растений в природе. Каждому таксону отведено также по четверти страницы; если же нужно показать еще и детали, для их фото выделено место в пределах той же четверти. Соответствие текста и иллюстраций всегда очевидно.

Flora alpina содержит данные о почти 4500 видах сосудистых растений, преимущественно дикорастущих, но также с добавлением распространенных в культуре. Порядок таксонов следующий. Семейства папоротникообразных и голосеменных расположены в соответствии с последними изданиями Syllabus Энглера, по-



60.1.24 End. *Primulaceae*

Primula daonensis

(Leyb.) Leyb. in Flora (Regensburg) 38: 345. 1855

Basio.: *Primula villosa* var. *daonensis* Leyb. in Oesterr. Bot. Wochenbl. 4: 10. 1854

- *Primula oenensis* (10)

Val-Daone-Primel
Primevère du val Daone
Primula di Val Daone

♃ H 3–10cm 15–25mm

1 3 5 7 9 11

(3.2), 3.3, 6.5.1

(*Caricion curvulae*)

H₂O Alt. pH ca/si N - Ø +

E-Alp.

60.2.1.1 *Primulaceae*

Androsace vitaliana subsp. **vitaliana**

(L.) Lapeyr., Hist. Pl. Pyrénées: 94. 1813

Basio.: *Primula vitaliana* L., Sp. Pl.: 143. 1753

- *Vitaliana primulaeflora* subsp. *canescens* (15)
- *Vitaliana primuliflora* subsp. *canescens* (17)
< *Gregoria vitaliana* (3, 6, 10)
< *Vitaliana primuliflora* (1)
«*Vitaliana primuliflora*» (4)

Vitals Goldprimel
Vitaliana à feuilles de primevère
Vitaliana, Primula d'oro, Androsace gialla

♃ C 1–4cm 8–14mm

1 3 5 7 9 11

(3.2), 3.3, 6.5

(*Androsacion alpinae*)

H₂O Alt. pH ca N - Ø +

Alp./Pyr.

60.1.25 End. *Primulaceae*

Primula villosa

Wulfen in Jacq., Fl. Austriac. 5: 41. 1778

Zottige Primel
Primevère velue
Primula villosa
Kuštravi jeglič

♃ H 3–15cm 15–28mm

1 3 5 7 9 11

3.2, (3.3), 6.5.1, (7.1)

(*Androsacenion vandelhii*)

H₂O Alt. pH N - Ø +

Alp.

60.2.1.2 *Primulaceae*

Androsace vitaliana subsp. **cinerea**

(Sünd.) Kress in Hegi, Ill. Fl. Mitt.-Eur. ed. 2 5: 2248d. 1966

Basio.: *Gregoria vitaliana* var. *cinerea* Sünd. in Allg. Bot. Z. Syst. 22: 59. 1916

- *Vitaliana primulaeflora* subsp. *cinerea* (15)
- *Vitaliana primuliflora* subsp. *cinerea* (4, 17)
< *Gregoria vitaliana* (3, 6, 10)

Graue Goldprimel
Vitaliana à feuilles de primevère
Vitaliana, Primula d'oro, Androsace gialla

♃ C 1–4cm 8–14mm

1 3 5 7 9 11

(3.2), 3.3, 6.5

(*Androsacion alpinae*)

H₂O Alt. pH N - Ø +

W-Alp./Pyr.

644

Рис. 2. Разворот книги «Flora alpina».

крытосеменных — по системе Кронквиста. В первый том включены *Lycopodiaceae—Apiaceae*, во второй — *Gentianaceae—Orchidaceae*, в третий — различные индексы.

Во вводных главах (в томе 1) приводится много географических данных об Альпах с наглядным картографическим материалом (геологическая карта, карта рас-

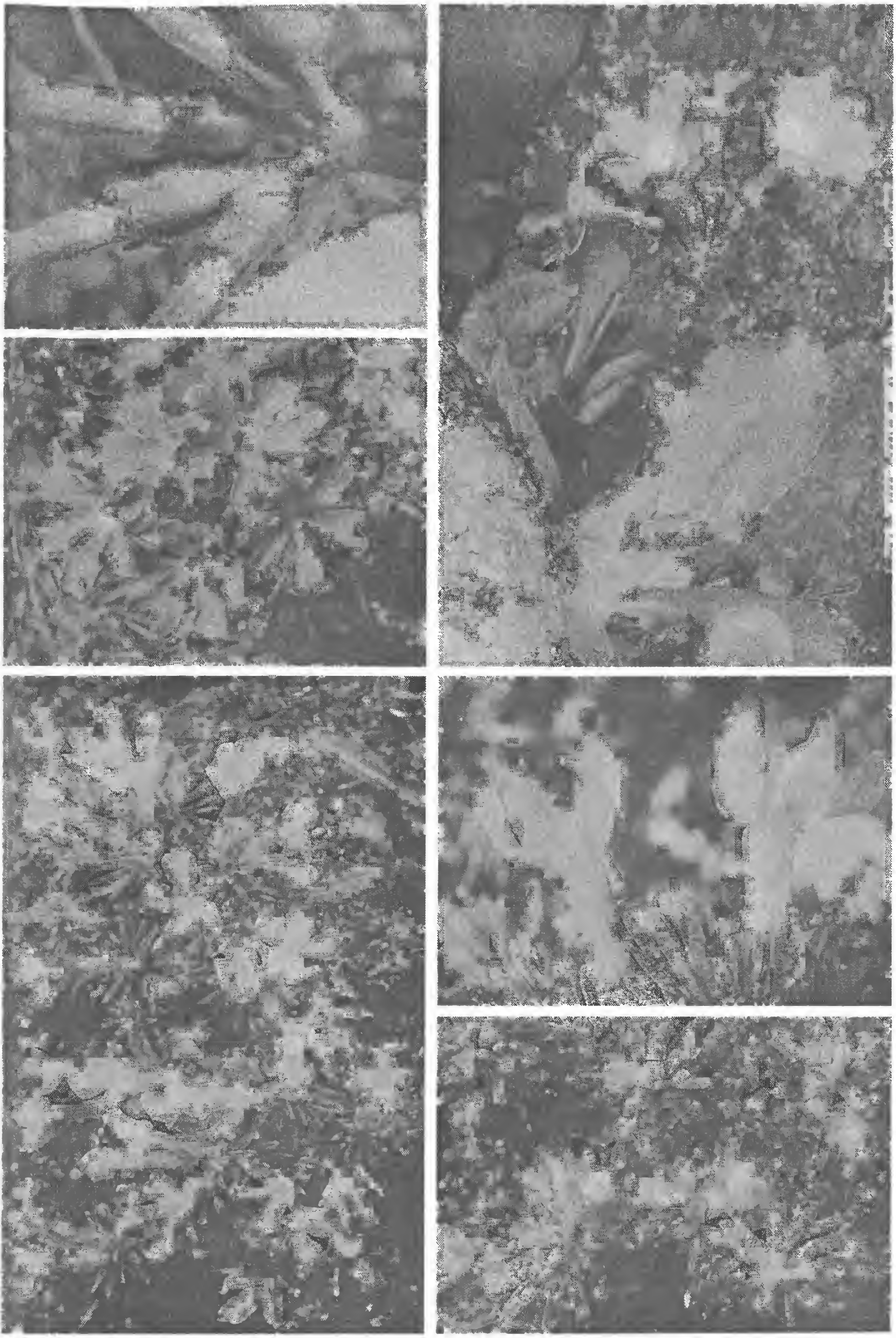
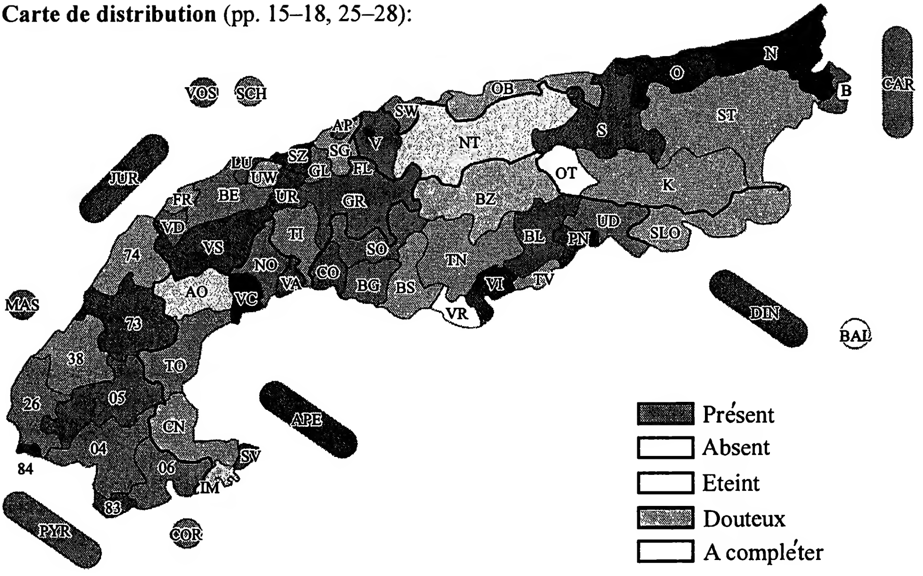


Рис. 2 (*продолжение*).

Carte de distribution (pp. 15–18, 25–28):



Subdivisions administratives (pp. 15–17):

Allemagane (distris)

OB = Oberbayern
SW = Schwaben

Autriche (Länder)

B = Burgenland
K = Carinthie
N = Basse-Autriche + Vienne
NT = Tirol septentrional
O = Haute-Autriche
OT = Tirol oriental
S = Salzbourg
ST = Styrie
V = Vorarlberg

France (départements)

04 = Alpes-de- Haute-Provence
05 = Haute-Alpes
06 = Alpes-Maritimes
26 = Drôme
38 = Isère
73 = Savoie
74 = Haute-Savoie
83 = Var
84 = Vaucluse

Italie (provinces)

AO = Apsta
BL = Belluno
BG = Bergamo
BS = Brescia
BZ = Bolzano (= Tirol mridional)
CO = Como + Lecco
CN = Cuneo
IM = Imperia
NO = Novara + Verbania
PN = Pordenione
SO = Sondrio
SV = Savona
TN = Trento
TO = Torino
TV = Treviso
UD = Udine
VA = Varese
VC = Vercelli + Biella
VR = Verona
VI = Vicenza

Liechtenstein

FL = Liechtenstein

Slovénie

SLO = Slovénie

Suisse (cantons)

AP = Appenzell (Rhodes-) Intérieures et Rhodes-Extérieures)
BE = Berne
FR = Fribourg
GL = Glaris
GR = Grisons
LU = Lucerne
SG = Saint-Gall
SZ = Schwyz
TI = Tessin
UR = Uri
UW = Unterwald (Nidwald et Obwald)
VD = Vaud
VS = Valais

Syst alpin (pp. 17–18):

APE = Apennin
BAL = Balkan
CAR = Carpates
COR = Corse
DIN = Dinarides
JUR = Jura
MAS = Massif central français
PYR = Pyrénées
SCH = Forêt-Noire
VOS = Vosges

Les indications de pages renvoient à l'introduction, volume 1.

Рис. 3. Географические (административные) районы альпийских стран, по которым указывается распространение растений во «Flora alpina».

пределения осадков, карта максимального оледенения Вюрма и Рисса, карта положения Альп среди других европейских гор альпийской системы и др.).

В этой же части работы можно найти интересные сводные данные об альпийской флоре. Общее число семейств в ней 148, родов — 933, видов, подвидов и аггрегатов — 4491, включая 430 подвидов и 33 аггрегата в родах *Alchemilla*, *Amaranthus*, *Aster*, *Hieracium*, *Leucanthemum*, *Potentilla*, *Ranunculus*, *Rubus*, *Rumex* и *Taraxacum*. Крупнейшие семейства — *Asteraceae* (557 видов), *Poaceae* (359), *Fabaceae* (280), *Brassicaceae* (267), *Caryophyllaceae* (210), *Scrophulariaceae* (190), *Rosaceae* (181), *Apiaceae* (164) и *Cyperaceae* (160). Эндемичных родов 3, все они одновидовые (*Berardia*, *Physoplexis* и *Rhyzobotrya*), эндемичных видов и подвидов — 501, причем 50 % их распространено в Восточных Альпах. Наибольшая доля эндемиков наблюдается в семействах *Campanulaceae* (42.3 %), *Saxifragaceae* (39.4), *Dipsacaceae* (34.1) и *Primulaceae* (33.8 %). Роды с наибольшим числом эндемичных видов — это *Saxifraga* (28), *Festuca* (23), *Campanula* (21), *Gentiana* (13) и др. Среди ксенофитов 23 % происходят из Америки, по 21 — из Азии и Средиземноморья, 35 % — из других регионов.

В целом я оцениваю этот труд как имеющий фундаментальное значение для познания флоры важной части Евразии и одновременно как изящную галерею портретов альпийских растений. Как и сравнительно недавно изданная «Флора Швейцарии» (K. Lauber, G. Wagner. Flora Hellenica. 1996), атлас «Альпийская флора» обречен на популярность в широких кругах натуралистов и на долгую судьбу капитального справочника.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2006. Т. 91. № 12)

Стр.

PLANTAE VASCULARES

Menitskia (Krestovsk.) Krestovsk. comb. et stat. nov 1893
Menitskia tibetica (Vatke) Krestovsk. comb. nov. 1894
Sclerosiphon ventricosum (Pall.) Rodionenko comb. nov. 1897
Sclerosiphon bungei (Maxim.) Rodionenko comb. nov. 1897

PLANTAE FOSSILES

Alasia Golovn. gen. nov. 1900
Alasia conophylla (Golovn.) Golovn. comb. nov. 1902
Alasia jacutensis (Sveshn.) Golovn. comb. nov. 1901
Alasia pojarkovae (Krassilov) Golovn. comb. nov. 1902
Lepidopteris archaica Gomankov sp. nov. 1909

АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА».
Т. 91. 2006 г.

Обзорные статьи

Антонов А. С. О некоторых «молекулярных» системах цветковых растений 2 169
Гамалей Ю. В. Структурно-функциональный базис дешифрования метеоинформации у растений 3 361
Шамров И. И. Морфологическая природа семязачатка и эволюционные тенденции его развития у цветковых растений 11 1601

Оригинальные статьи

Байкова Е. В. Опыт построения системы жизненных форм рода *Salvia* (*Lamiaceae*) 6 856
Баранова М. А., Джеффри Ч. Анатомия листа и систематика семейства *Rhizophoraceae sensu* lato 12 1787
Бардунов Л. В., Макрый Т. В., Киселева А. А., Казановский С. Г. Особенности флоры и растительности Приольхонья (западное побережье Байкала) 1 23
Василевич В. И. Влажные разнотравные луга Северо-Запада Европейской России 9 1313
Василевич В. И. Остепненные луга Северо-Запада Европейской России . . . 6 841
Дирксен В. Г., Дирксен О. В. Динамика растительности после катастрофического извержения 7600 лет назад на Камчатке 5 674
Журбенко М. П., Матвеева Н. В. Напочвенные лишайники острова Большевик (архипелаг Северная Земля) 10 1457
Камелин Р. В. Материалы к анализу флоры Кавказа. О некоторых особенностях состава флоры Кавказа и их значении для понимания истории флоры этой страны 5 649
Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Ипатов В. С. Оценка влияния деревьев на виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов в сосняке чернично-зеленомошном 2 176
Малышев Л. И. Модельное значение рода *Oxytropis* (*Fabaceae*) для ботанико-географического районирования Северной и Центральной Азии . . . 8 1145
Осипов С. В. Серийная растительность участков золотодобычи в таежной зоне Нижнего Приамурья 4 521
Панов В. В. Некоторые особенности развития сфагнового мохового покрова верховых болот 3 393
Поспелова Е. Б., Поспелов И. Н. Прибрежно-водные сосудистые растения во флоре полуострова Таймыр 10 1441
Секретарева Н. А., Сытин А. К. Мониторинг флоры окрестностей бухты Тикси (арктическая Якутия) 1 3
Семихов В. Ф., Арефьева Л. П., Новожилова О. А., Прусаков А. Н., Тимощенко А. С. *Ginkgo biloba*: биохимическая характеристика белков семян и оценка филогенетических отношений с голосеменными 7 1001

Холод С. С. Анализ распределения сосудистых растений на габбро-амфиболитах горного массива Рай-Из (Полярный Урал) 8 1157
Юрковская Т. К. Закономерности распространения болот в России 12 1777
Юрцев Б. А. Использование индексов региональной встречаемости и региональной активности для ботанико-географического анализа растительного покрова 3 375
Юсуфов А. Г. Специфичность регенерационной способности и ответа на солевой стресс у различных органов растений 3 402

Сообщения

Аверьянова А. Л. Дополнение к позднеэоценовой флоре Аккезени (Северо-Восточный Казахстан) 9 1394
Акопян Ж. А. Морфогенез полукустарника *Salsola verrucosa* (*Chenopodiaceae*) 7 1029
Алексеева Н. А., Донскова А. А. Реакция видов рода *Geum* (*Rosaceae*) на изменения условий среды на организменном и популяционном уровнях . . . 3 446
Алексеева Р. Н., Гончарова Н. Н. Флора и торфяные залежи болота типа аапа Вадчарты (бассейн реки Печора) 10 1499
Асфандиярова Л. З., Кузяхметов Г. Г. Влияние фитогенного поля *Medicago sativa* на распределение почвенных водорослей 11 1648
Ашурметов О. А., Жапакова У. Н., Матюнина Т. Е. Формирование покровов плода и семени у *Calligonum junceum* (*Polygonaceae*) 9 1378
Бакалин В. А. Печеночники Кроноцкого заповедника (полуостров Камчатка) 6 871
Благовещенский И. В. Болотные березняки центральной части Приволжской возвышенности 3 425
Благовещенский И. В. Болотные сосняки центральной части Приволжской возвышенности 4 556
Блинова И. В., Куликов П. В. Характеристика онтогенеза *Calypso bulbosa* (*Orchidaceae*) 6 904
Быков О. Д. Фотодыхание и остаточное дыхание на свету листьев земляники до и после тепловой закалки 3 464
Быков О. Д., Кислюк И. М., Палеева Т. В., Туде Я. А. Изменение параметров фотосинтеза и дыхания листьев *Fragaria vesca* (*Rosaceae*) под влиянием тепловой закалки растений 1 63
Бытотова С. В., Гуреева И. И. Эколого-демографический анализ ценопопуляций эндемика островных приенисейских степей — *Oxytropis nuda* (*Fabaceae*) 5 744
Варол О., Маммадов Р. Некоторые геофиты вилайета Муула (юго-западная Турция) и предложения по их охране 2 235
Васильев А. Е. Ультраскульптура и субклеточные механизмы функционирования пищеварительных железок плотоядного растения *Nepenthes khasiana* (*Nepenthaceae*) 12 1883
Вахрамеева М. Г. Онтогенез и динамика популяций *Dactylorhiza fuchsii* (*Orchidaceae*) 11 1683
Вершинина О. М., Ипатов В. С. Растительные сообщества парков «Петергофской дороги» (С.-Петербург): березняки 7 1057
Гаврилова О. А. Морфология пыльцы некоторых представителей семейства *Violaceae* 3 459
Гаврилова О. А., Токарев П. И. Палиноморфология рода *Rinorea* и положение его в семействе *Violaceae* 4 571
Гельтман Д. В. О понятии «инвазионный вид» в применении к сосудистым растениям 8 1222
Генкал С. И., Куликовский М. С. Центрические диатомовые водоросли сфагновых болот Приволжской возвышенности (Пензенская область) 10 1485

Генкал С. И., Михеева Т. М. Материалы к флоре диатомовых водорослей (*Centrophyceae*, *Bacillariophyta*) реки Неман и ее притоков 3 420
Генкал С. И., Поповская Г. И., Бондаренко Н. А. Новые данные по морфологии, экологии и распространению *Stephanodiscus meyeri* (*Bacillariophyta*) 9 1329
Генкал С. И., Трифонова И. С. *Bacillariophyta* малых притоков Ладожского озера. 1. *Centrophyceae* 4 533
Генкал С. И., Трифонова И. С. Материалы к флоре *Bacillariophyta* реки Нарва и Нарвского водохранилища (Северо-Запад России). 1. *Centrophyceae* 5 693
Герман Д. А. Дополнения к семейству *Cruciferae* флоры Казахстана 8 1198
Глазкова Е. А. *Beta maritima* (*Chenopodiaceae*) — новый вид для флоры России 1 34
Григорьева О. В. Изменчивость развития морфологических структур у *Draba hirta* (*Brassicaceae*) и определяющие ее факторы 9 1341
Забуга В. Ф., Забуга Г. А. Оценка дыхательных затрат ствола и скелетных корней *Pinus sylvestris* по их радиальному приросту 5 755
Зибзеев Е. Г. Березовые криволесья высокогорий Кузнецкого Алатау 6 892
Кашин А. С., Добрыничева Н. В., Кочанова И. С., Демочко Ю. А. Особенности семенного размножения в популяциях *Chondrilla juncea* и *Chondrilla graminea* (*Asteraceae*) 5 729
Кобахидзе Л. А., Исакадзе Ш. Г., Эристави М. И., Гамцемлидзе З. Г. Особенности биологии *Satureja bzybica* (*Lamiaceae*) 8 1211
Кокорева И. И., Данилов М. П. Современное состояние популяции *Niedzwedzkia semiretschenskia* (*Bignoniaceae*) в Чу-Илийских горах (Казахстан) 8 1215
Коновалова Г. В. Дополнения к флоре *Dinophyceae* Дальневосточных морей России. Род *Protoperidinium* (*Peridiniales*) 4 539
Костина М. В. Строение и динамика развития генеративных побегов в роде *Ulmus* (*Ulmaceae*) 7 1015
Кравцова Т. И. Клетки с внутренними выростами оболочки в перикарпии и семенной кожуре представителей семейства *Urticaceae* 9 1369
Курченко Е. И. Синфлоресценция *Coleanthus subtilis* (*Poaceae*) 2 200
Кутлунина Н. А., Жеребцова М. И., Зимницкая С. А. Размер и качество пыльцевых зерен видов *Tulipa* (*Liliaceae*) и *Saxifraga* (*Saxifragaceae*) разной плоидности 11 1695
Лапиров А. Г. К вопросу о гидроботанической терминологии 3 411
Лелеткин В. А., Попова Л. И. Изменение размеров и массы талломов видов *Rhodophyta* из Японского моря при выращивании в лабораторных условиях 11 1636
Малышева Н. В. Лишайники искусственных субстратов в городах России 11 1658
Малышева Н. В. Лишайники городов Европейской России. 1. Таксономический анализ 12 1834
Мельник В. И., Баранский А. Р., Матейчик В. И. Динамика ареала *Cladium mariscus* (*Cyperaceae*) в Украине 4 565
Мельник В. И., Гриценко В. В., Шевченко Д. Ю. *Bulbocodium versicolor* (*Melanthiaceae*) в Украине 10 1528
Меркулова О. С. Лишайники города Оренбурга 9 1334
Мирославов Е. А., Котеева Н. К., Ходорова Н. В. Сравнительная характеристика структуры клеток эпителия щитка яровизированных и не яровизированных зерновок озимой пшеницы (*Triticum aestivum*) в процессе их прорастания 12 1876
Михайлова Т. А. Стадии формирования сообществ ламинариевых на внесенном субстрате (Белое море) 12 1816
Морозова Л. М., Зотеева Е. А. Черноольшаники на южной границе ареала и их деградация под воздействием выпаса коз 1 46
Нешатаева В. Ю., Нешатаев В. Ю., Чернядьева И. В. Сообщества *Kobresia myosuroides* (*Cyperaceae*) в районе Ключевской группы вулканов (Центральная Камчатка) и их классификация 10 1510

Никифорова О. Д. Особенности ультраскульптуры поверхности эремов у представителей родов *Myosotis*, *Trigonotis* и *Trigonocaryum* (*Boraginaceae*) 9 1389
Овчинникова С. В. Особенности ультраскульптуры поверхности плодов у видов подтрибы *Echinosperminae* (триба *Eritrichieae*, *Boraginaceae*) 10 1545
Овчинникова С. В., Никифорова О. Д. Есть ли *Cryptantha spiculifera* (*Boraginaceae*) на Чукотском полуострове? 4 580
Панченко С. М. Особенности вегетативного размножения клонов *Huperzia selago* (*Huperziaceae*) на Востоке Полесской низменности 5 716
Паутов А. А., Скоринова Ю. В. Роль папиллообразования в морфогенезе листа *Idesia polycarpa* (*Flacourtiaceae*) 2 193
Пименов А. В., Седельникова Т. С. Аномалии митоза в проростках *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) на евтрофном осушенном болоте 10 1537
Письмаркина Е. В., Силаева Т. Б., Кирюхин И. В. Анализ урбанофлоры Саранска 7 1048
Пукинская М. Ю. К восстановлению еловых древостоев на участках ветровальных «окон» 6 879
Садырова Г. А. Анализ флоры сосудистых растений высокогорий хребта Кетмень (Северный Тянь-Шань) 12 1841
Светлова А. А., Яковлева О. В. Сравнительная анатомия семенной кожуры видов некоторых секций рода *Linum* (*Linaceae*) 12 1868
Сизоненко О. Ю., Чавчавадзе Е. С. Анатомические особенности вторичной ксилемы представителей родов *Betula* и *Duschekia* (*Betulaceae*) на Крайнем Севере России 12 1858
Смагин В. А., Галанина О. В. О типах болотных систем природного парка «Вепсский лес» (Ленинградская область) 8 1188
Суткин А. В. Анализ флоры города Улан-Удэ 12 1848
Татаренко И. В., Кучер Е. Н., Попкова Л. Л., Куликов П. В. Биоморфологические особенности *Dactylorhiza iberica* (*Orchidaceae*) 7 1041
Филимонова Т. В. Онтогенез и возрастная структура популяций *Alchemilla alpina* (*Rosaceae*) в Мурманской области 11 1672
Чубарь Е. А. *Securinega suffruticosa* (*Euphorbiaceae*) на островах Дальневосточного государственного морского заповедника 2 218
Шарипова М. Ю., Абдуллин Ш. Р. Альгофлора пещеры Шульган-Таш (Южный Урал) 4 546
Шибанова Н. Л. Некоторые особенности репродуктивной биологии орхидей Среднего Урала 9 1354
Юрцева О. В., Боброва В. К., Войлокова В. Н., Троицкий А. В., Крамина Т. Е. Морфологическая изменчивость и генетический полиморфизм видов родства *Polygonum aviculare* (*Polygonaceae*) 5 697
Яндовка Л. Ф., Шамров И. И. Фертильность пыльцы *Cerasus vulgaris* и *Cerasus tomentosa* (*Rosaceae*) 2 206

Систематические обзоры и новые таксоны

Алексеева Н. Б. Новая секция рода *Iris* (*Iridaceae*) и номенклатурные комбинации в ранге секции 7 1095
Бобров А. А., Чемерис Е. В. *Potamogeton* × *vepsicus* (*Potamogetonaceae*) — новый гибридный рдест из Верхнего Поволжья 1 71
Габриэлян Э. Ц., Цвелёв Н. Н. *Hyalopoa hracziana* (*Poaceae*) — новый вид из Армении 7 1087
Гельтман Д. В. Виды подсекции *Conicocarpae* секции *Paralias* рода *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) во флоре Средней Азии и Иранского нагорья 7 1097
Головнёва Л. Б. *Alasia*, gen. nov. — мужские соцветия, связанные с листьями *Trochodendroides* (*Cercidiphyllaceae*) 12 1898
Головнёва Л. Б. *Menispermites* в меловых флорах Северной Азии 11 1731

Гоманьков А. В. Новый вид рода *Lepidopteris* (*Peltaspermaceae*, *Peltaspermales*) из верхнепермских отложений русской платформы 12 1906
Гончаров М. Ю., Яковлев Г. П., Повыдыш М. Н. Новая подтриба *Aldiniinae* трибы *Swartziea* s. l. семейства *Fabaceae* и новые виды рода *Aldina* 2 312
Гончаров М. Ю., Яковлев Г. П., Повыдыш М. Н. Обзор рода *Lecointea* (*Lecointeeae*, *Fabaceae*) 7 1075
Джеффри Ч., Де Вильде В. Конспект подтрибы *Thladianthinae* (*Cucurbitaceae*) 5 766
Егорова Т. В. Об основных номенклатурных предложениях по дополнению и изменению «Международного кодекса ботанической номенклатуры», принятых на заседаниях Номенклатурной секции XVII Международного ботанического конгресса, 12—16 июля 2005 г., Вена 8 1232
Егорова Т. В. Таксономический обзор рода *Haplophyllum* (*Rutaceae*) флоры Кавказа 10 1569
Еремин Г. В. *Prunus rossica* (*Rosaceae*) — новый гибридогенный вид 9 1405
Ефимов П. Г. *Platanthera* (*Orchidaceae*) во флоре России. 1. Виды подсекции *Platanthera* секции *Platanthera* 11 1713
Ильинская И. А., Климова Р. С. *Salix protopaniculata* (*Salicaceae*) из нижнего миоцена Приморья 8 1242
Капитонова О. А. Новый вид шелковника *Batrachium* (*Ranunculaceae*) из Удмуртии 2 276
Князев М. С., Куликов П. В., Филиппов Е. Г. Секция *Helmia* рода *Astragalus* (*Fabaceae*) во флоре Урала 2 278
Князев М. С., Семериков В. Л. Новый вид рода *Potentilla* (*Rosaceae*) из Башкирии 1 85
Крестовская Т. В. *Menitskia* — новый род семейства *Labiatae* 12 1892
Крестовская Т. В. Новая секция рода *Stachys* (*Lamiaceae*) из Юго-Западной Африки 10 1584
Крестовская Т. В. Новый род семейства *Labiatae* из Южной Африки 8 1255
Курченко Е. И. Новый вид *Agrostis* (*Poaceae*) из Башкирии 4 584
Лазьков Г. А. Новый вид рода *Corydalis* (*Fumariaceae*) из Киргизии 6 954
Лазьков Г. А. Новый вид рода *Ferula* (*Umbelliferae*) из Кыргызстана 9 1410
Лазьков Г. А., Бялт В. В. Новый вид рода *Hylotelephium* (*Crassulaceae*) из Республики Кыргызстан 7 1091
Левичев И. Г. Обзор видов рода *Gagea* (*Liliaceae*) во флоре Кавказа 6 917
Лукницкая А. Ф. Новый вид *Closterium* (*Streptophyta*, *Closteriaceae*) с полуострова Ямал (Россия) 11 1705
Олонова М. В. Проблема филогении фестукоидных злаков на примере рода *Poa* 2 297
Павлюткин Б. И. Представители рода *Styrax* (*Styracaceae*) из позднемиоценовой усть-суйфунской флоры (Приморье, Дальний Восток России) 6 956
Пшенникова Л. М. Новый вид рода *Dasiphora* (*Rosaceae*) с Дальнего Востока России 6 951
Родионенко Г. И. *Eremis* — новый род семейства *Iridaceae* 11 1707
Родионенко Г. И. О самостоятельности рода *Sclerosiphon* (*Iridaceae*) 12 1895
Светлова А. А. Новая секция рода *Linum* (*Linaceae*) 2 306
Скворцов А. К., Белянина Н. Б. О бальзамических тополях (*Populus* section *Tacamahaca*, *Salicaceae*) на востоке Азиатской России 8 1244
Тюнникова Н. В. Об объеме рода *Galeopsis* (*Lamiaceae*) 2 290
Цвелёв Н. Н. Краткий обзор рода манник *Glyceria* (*Poaceae*) 2 255
Цыренова Д. Ю. Конспект рода *Geranium* (*Geraniaceae*) бассейна Амура 10 1557
Цыренова Д. Ю. Новый вид рода *Geranium* (*Geraniaceae*) из бассейна реки Амур 8 1252
Чабаненко С. И. Виды рода *Phaeophyscia* (*Physciaceae*) в лихенофлоре юга российского Дальнего Востока 2 244

Флористические находки

Агафонов В. А. Новые и редкие виды цветковых растений для флоры Центрального Черноземья 1 101

Антонова Л. А. Новое местонахождение *Smelowskia inopinata* (*Brassicaceae*) в Хабаровском крае 1 112

Антонова Л. А. Новые и редкие адвентивные растения во флоре Хабаровского края 12 1921

Афонина О. М., Игнатова Е. А., Максимов А. И. *Stereodon fertilis* (*Pylaisiaceae*, *Musci*) в России 2 329

Бойков Т. Г., Суткин А. В. Находки редких и исчезающих видов сосудистых растений в Даурии Аргуньской (Читинская область) 1 106

Борисова Е. А., Голубева М. А. Дополнения к флоре Ивановской и Костромской областей 2 335

Бязров Л. Г. Лишайник *Lecanora formosa* (*Lecanoraceae*) обнаружен в Монголии 11 1741

Ван В. М., Ван Г. В., Заугольная И. Н. Флористические находки на хребте Мяо-Чан (Хабаровский край) 12 1923

Вилконис К. К. О находке *Ornithopus perpusillus* (*Fabaceae*) в Центральной Литве 10 1590

Гафурова М. М. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Чувашской Республики 8 1268

Герман Д. А., Смирнов С. В., Камелин Р. В., Чен Венли, Жан Шурен, Са Рен. Флористические находки на Алтае 12 1915

Глазкова Е. А. Новые данные о распространении *Bidens frondosa* (*Asteraceae*) в России 11 1749

Гудовичева А. В. Новые для Среднерусской возвышенности виды лишайников 7 1110

Давыдов Е. А. *Umbilicaria altaiensis* (*Umbelicariaceae*) — новый вид лишайника для России, Монголии и Грузии 8 1260

Ибрагимов А. Ш. О новом семействе *Azollaceae* (*Salviniales*, *Polypodiophyta*) для флоры Азербайджана и Кавказа 6 967

Константинова Н. А., Боровичев Е. А. К флоре печеночников (*Hepaticae*) Мурманской области 2 322

Левенец И. Р., Скрипцова А. В., Попова Л. И. Флористические находки в заливе Петра Великого Японского моря 7 1107

Мельник В. И., Диденко И. П., Шевченко Д. Ю., Свистун О. В. Новые данные о распространении *Fritillaria meleagris* (*Liliaceae*) в Украине 11 1753

Мочалова О. А. Род *Isoëtes* (*Isoëtaceae*) на Северо-Востоке Азии 1 94

Николин Е. Г. *Isoëtes echinospora* (*Isoëtaceae*) — новый вид для флоры Якутии 1 99

Павлова Н. С. О находке *Limonium tetragonum* (*Limoniaceae*) в материковой части Приморского края 9 1420

Портениер Н. Н. *Carduus pycnocephalus* (*Asteraceae*) — новый вид для флоры России и Кавказа 4 588

Портениер Н. Н. Флористические находки на Западном Кавказе 10 1587

Портениер Н. Н., Солодько А. С. Дополнения к флоре Западного Закавказья 9 1413

Пшенникова Л. М., Берестенко Е. Н. О находках редких водных растений на Дальнем Востоке России 12 1919

Рубцова Т. А., Старченко В. М. Флористические находки в Еврейской автономной области 3 476

Силантьева М. М. Флористические находки в Алтайском крае 1 104

Скирина И. Ф. Новый для лихенофлоры России вид *Lethariella togashii* (*Parmeliaceae*) с юга Дальнего Востока 7 1114

Урбанавичюс Г. П., Мелехин А. В. Интересные находки лишайников *Maronella laricina* и *Micarea lutulata* в Пермском крае 6 963

Харпухаева Т. М., Урбанавичюс Г. П. Новые и редкие виды лишайников для Республики Бурятия (Джергинский заповедник) 11 1744

Коллекции

Бубырева В. А., Бялт В. В., Орлова Л. В. Типовые образцы К. Вильденова в Гербарии Санкт-Петербургского государственного университета (LECB) 1 114

Виноградова В. М. Типовые образцы таксонов семейства *Apiaceae* Дальнего Востока, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE). *Angelica — Tilingia* 8 1280

Суховеева М. В., Шапошникова Т. В., Бадыкина И. А. Гербарий водорослей Тихоокеанского Научно-исследовательского рыбохозяйственного центра (Владивосток) 8 1275

Сухоруков А. П. Типовые образцы видов рода *Corispermum* (*Chenopodiaceae*) Средней Азии, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) 9 1424

Тихомиров Вал. Н. Типовые образцы таксонов рода *Pilosella* (*Asteraceae*), хранящиеся в Гербарии Львовского национального университета (LW). II 4 593

Федорончук Н. М., Шевера М. В., Крицкая Л. И. Коллекция типов видов семейств *Asclepiadaceae*, *Loganiaceae*, *Convolvulaceae*, *Cuscutaceae*, *Boraginaceae* в Гербарии института ботаники им. Н. Г. Холодного НАНУ (KW) 5 777

Методика ботанических исследований

Быков О. Д. Температурная зависимость дыхания биологических объектов при непрерывном изменении температуры 4 602

Цветова М. И., Элльконин Л. А., Уколова О. В. Исследование клеток тапетума на давленых препаратах 6 969

Охрана растительного мира

Лысенко Т. М. Редкие и нуждающиеся в охране фитоценозы Самарской области. I. Галофитные сообщества 1 133

Малышева Н. В. Лишайники городов России, внесенные в Красные книги 8 1287

Нешатаева В. Ю., Фирсов Г. А. О международном природоохранном статусе *Abies gracilis* Kom. (*Pinaceae*) и состоянии ее уникальной рощи 1 143

Числа хромосом

Гагнидзе Р. И., Гвиниашвили Ц. Н., Джинджолиа Л. Д. Числа хромосом некоторых видов флоры Грузии 12 1928

Красников А. А., Ширина Е. П. Числа хромосом некоторых видов рода *Artemisia* (*Asteraceae*) из Сибири 3 481

Ломоносова М. Н., Красников А. А. Числа хромосом некоторых представителей семейства *Chenopodiaceae* флоры России 11 1757

Муратова Е. Н., Корнилова М. Г., Пименов А. В., Седельников Т. С. Числа хромосом *Elodea canadensis* (*Hydrocharitaceae*) в протоках реки Енисей 3 483

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Баркалов В. Ю., Нестерова И. А., Кудрин С. Г., Чубарь Е. А. Числа хромосом сосудистых растений из заповедников Приморского края и Приамурья 7 1117

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Павлова Н. С., Верхолат В. П., Нечаев В. А. Числа хромосом растений из Приморского края, Приамурья и Магаданской области 3 491

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Шатохина А. В., Баркалов В. Ю., Крюкова М. В., Цыренова Д. Ю. Числа хромосом видов флоры Приморского края и Приамурья 5 785

Родионов А. В., Пунина Е. О., Доброрадова М. А., Тюпа Н. Б., Носов Н. Н. Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*): *Aveneae*, *Poeae*, *Phalarideae*, *Phleeae*, *Bromeae*, *Triticeae* 4 615

Шатохина А. В. Числа хромосом некоторых представителей флоры Амурской области . . . 3 487

История науки

Калиниченко И. М. О рукописи В. Н. Хитрово «Конспект флоры Орловской губернии» . . . 11 1760

Мельник В. И. Гуго Вильгельм Конвенц (к 150-летию со дня рождения) . . . 5 805

Юбилеи и даты

Адзинба З. И., Ильинская И. А., Читанава С. М. Альфред Алексеевич Колаковский (1906—1997) (к столетию со дня рождения) . . . 12 1930

Батыгина Т. Б., Шамров И. И., Титова Г. Е. Ольга Петровна Камелина (к 70-летию со дня рождения) . . . 11 1769

Быков О. Д. Дмитрий Данилович Брежнев (к 100-летию со дня рождения) . . . 8 1302

Виноградова В. М. Софья Георгиевна Тамамшян (к 105-летию со дня рождения) . . . 11 1764

Кикнадзе И. И., Орёл Л. И., Захаров И. К. К 100-летию со дня рождения Ивана Дмитриевича Романова (1906—1980) . . . 5 817

Лукьянова Л. М., Жиров В. К. Николай Александрович Аврорин (1906—1991). К 100-летию со дня рождения . . . 1 152

Михеев А. Д., Орлова И. Г. Джантемир Сосренович Дзыбов (к 70-летию со дня рождения) . . . 5 808

Науялис И. Р., Рукшенене И., Тупчяускайте Ю., Мяшкаускайте Э. Мария Наткевичайте-Иванаускене (1905—1996) (к 100-летию со дня рождения) 2 341

Потери науки

Бобровская Н. И., Никулина Р. И. Памяти Генри Григорьевича Левина (1915—2005) . . . 5 827

Жилин С. Г. Памяти палеоботаника Игоря Викторовича Васильева (1921—2005) . . . 10 1594

Камелин Р. В., Литвинова Н. П., Чернева О. В., Цвелёв Н. Н. Памяти Сергея Сергеевича Иконникова (1931—2005) . . . 9 1427

Константинова Н. А., Урбанавичене И. Н., Урбанавичюс Г. П. Памяти Анны Владимировны Домбровской (1926—2004) . . . 1 160

Критика и библиография

Бардунов Л. В., Казановский С. Г. *М. С. Игнатов, Е. А. Игнатова.* «Флора мхов Средней части Европейской России». Москва: KMK Scientific Press LTD. Т. 1. 2003. 608 с. Т. 2. 2004. С. 609—960 . . . 5 829

Батурина М. Г., Чернобаева М. Б., Сытин А. К. База данных в Интернете: «Гербарные коллекции, коллекторы и гербарное дело в России и сопредельных государствах: Библиографический обзор» . . . 7 1135

Габриэлян Э. Ц., Таманян К. Г. *K. H. Rechinger.* Flora Iranica. Lfg. 176. *Rubiaceae.* — Naturhistorisches Museum Wien, 2005. 287 p., 157 tab. Ill. . . . 2 352

Мельник В. И. *A. Humboldt.* Ansichten der Natur, mit wissenshaftlichen Erläuterungen. Frankfurt am Main: Eichborn Verlag, 2004. 506 S. (Гумбольдт А. Картины природы. 2004. 506 с.) *A. Humboldt.* Ansichten der Kordilleren und Monumente der eingeborenen Völker Americas. Frankfurt am Main: Eichborn Verlag, 2004. 449 S. (Гумбольдт А. Картины Кордильер и памятники аборигенных народов Америки. 2004. 449 с.) . . . 6 975

Миркин Б. М. (*Рецензия*). Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области). — СПб., 2003. 424 с. + 38 цв. вкл. . . . 5 831

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Экология, фитоценология и оптимизация экосистем. Сборник научных трудов / Под ред. доктора биол. наук, проф. В. В. Корженевского. Ялта, 2004. 251 с. 3 513

Мулдашев А. А., Наумова Л. Г. *А. Я. Григорьевская, Е. А. Стародубцева, Н. Ю. Хлызова, В. А. Агафонов.* Адвентивная флора Воронежской области: Исторический, биогеографический, экологический аспекты. Воронеж, 2004. 320 с. 4 634

Пименов М. Г. *D. Aechrimann, K. Lauber, D. M. Moser, J.-P. Theurillat.* Flora alpina. Atlas des 4500 plantes vasculaires des Alpes. Photograhies en couleurs de Konrad Lauber et croquis d'André Michel. Vol.1. 1159 p. Vol. 2. 1188 p. Vol. 3. 323 p. Paris: Belin (franc.); Bern: Haupt Verlag (deutsch.); Bologne: Zannicheli (ital.). 2004. (*Д. Эшриманн, К. Лобер, Д. М. Мозер, Ж.-П. Тюрилла.* Альпийская флора. Атлас 4500 сосудистых растений Альп. Цветные фотографии Конрада Лобера и рисунки Андре Мишеля. 2004) 12 1937

Потемкин А. Д., Афонина О. М. *Z. Iwatsuki, H. Degushi, T. Furuki.* Losses and liverworts of Japan. Tokyo, 2001. 355 p. 192 plates of color photographs (*З. Иватзуки, Х. Дегучи, Т. Фуруки.* Мхи и печеночники Японии. Токио, 2001. 355 с. 192 таблицы цветных фотографий) 7 1137

Розенберг Г. С. *А. А. Савельев.* Моделирование пространственной структуры растительного покрова (Геоинформационный аспект): Казань: Изд-во Казанского ун-та, 2004. 244 с. 8 1305

Семихатова О. А. *К. В. Манойленко.* Иван Парфеньевич Бородин (1847—1930). М.: Наука, 2005. 274 с. 6 977

Соколов Д. Д. Species 2000 and ITIS Catalogue of Life: 2005 Annual Checklist [electronic resource] / Eds F. A. Bisby, M. A. Ruggiero, K. L. Wilson, M. Cachuela-Palacio, S. W. Kimani, Y. R. Roskov, A. Soulier-Perkins, J. van Hertum. Reading, U. K.: Species 2000. CD-Rom 2 349

Туганаев В. В. *П. Л. Горчаковский, Н. В. Золотарева.* Реликтовая степная растительность Ильменских гор на Южном Урале. Екатеринбург: Изд-во «Гоцікин», 2004. 120 с. 4 638

Туганаев В. В. *Р. В. Камелин.* Великая селекция зари человечества (этноботанические этюды). Барнаул: Изд-во «Аз-Бука», 2005. 208 с. 2 346

Шанцер И. А. *C. Puff, K. Chayamarit, V. Chamchumroon. Rubiaceae* of Thlailand. A pictorial guide to indigenous and cultivated genera. Bangkok, 2005. 245 p. + VII. (*К. Пуфф, К. Чайамарит, В. Чамчумрун. Rubiaceae* Таиланда. Иллюстрированное руководство по природным и культивируемым родам. Бангкок, 2005. 245 с. + VII) 9 1430

Шустов М. В. *Н. В. Малышева.* Лишайники Санкт-Петербурга. СПб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 2003. 100 с. (Тр. С.-Петербургского об-ва естествоиспытателей. Сер. 3. Т. 79) 3 510

Яковлев Г. П. *Р. В. Камелин.* Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений. Барнаул: Изд-во «Аз-Бука», 2004. 226 с. 4 628

Хроника

Глазкова Е. А. Российско-американская ботаническая конференция «Приоритетные направления российско-американского сотрудничества в XXI веке» (США, Пенсильвания, г. Чеймберсбург, 19—23 сентября 2005 г.; Миннесота, г. Часка, 24—27 сентября 2005 г.) 6 980

Глазкова Е. А., Баршевскис А. Третья Международная конференция «Изучение и охрана биологического разнообразия в Балтийском регионе» (Даугавпилс, Латвия, 20—22 апреля 2005 г.) 4 640

Саксонов С. В., Конева Н. В. Теоретические проблемы экологии и эволюции: Четвертые Любищевские чтения (4—6 апреля 2005 г. Тольятти) 4 644

Стрельникова Н. И., Генкал С. И., Гогорев Р. М. IX Школа диатомологов (Борок, 13—16 сентября 2005 г.) 9 1434

В Русском ботаническом обществе

Шлотгауэр С. Д. В Хабаровском отделении Русского ботанического общества (2003—2004 гг.) 3 516
Шхагапсоев С. Х., Калашникова Л. М. Деятельность Кабардино-Балкарского отделения РБО в 2000—2005 гг. 6 991

Правила для авторов 2 355
. . . . 6 996

Указатель новых названий растений (№ : с.) . . . . 1 : 168,
. . . . 2 : 354, 4 : 647, 5 : 836, 6 : 995, 7 : 1141, 8 : 1310,
. . . . 9 : 1438, 10 : 1600, 11 : 1774, 12 : 1944

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2006. VOL. 91. N 12)

Page

Yurkovskaya T. K. Regularities of distribution of mires in Russia 1777
Baranova M. A., Jeffrey C. Leaf anatomy and the systematics of the *Rhizophoraceae* sensu lato 1787

COMMUNICATIONS

Mikhaylova T. A. Stages of formation of laminarian communities on introduced substrata (White Sea) 1816
Malysheva N. V. Lichens in the cities of European Russia. 1. Taxonomic analysis . . . 1834
Sadirova G. A. The analysis of the vascular flora of the high-mountain of Ketmen Range (Northern Tien-Shan) 1841
Sutkin A. V. The analysis of Ulan-Ude city flora 1848
Sizonenko O. Yu., Chavchavadze E. S. Anatomical features of secondary xylem of some species of *Betula* and *Duschekia* genera (*Betulaceae*) in the extreme north of Russia 1858
Svetlova A. A., Yakovleva O. V. Comparative anatomy of seed coat of the species from some sections of the genus *Linum* (*Linaceae*) 1868
Miroslavov E. A., Koteyeva N. K., Khodorova N. V. Comparative description of the structure of scutellar epithelium cells in vernalized and non-vernalized caryopses of winter wheat (*Triticum aestivum*) during their germination 1876
Vassilyev A. E. Ultrastructure and subcellular mechanisms of digestive gland functioning in the carnivorous plant *Nepenthes khasiana* (*Nepenthaceae*) 1883

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Krestovskaya T. V. *Menitskia*, a new genus of the *Labiatae* family 1892
Rodionenko G. I. On the independence of the genus *Sclerosiphon* (*Iridaceae*) 1895
Golovneva L. B. *Alasia*, gen. nov — male inflorescences, associated with *Trochodendroides* leaves (*Cercidiphyllaceae*) 1898
Gomankov A. V. A new species of *Lepidopteris* (*Peltaspermaceae*, *Peltaspermales*) from the Upper Permian of the Russian Platform 1906

FLORISTIC RECORDS

German D. A., Smirnov S. V., Kamelin R. V., Chen W.-L., Zhang Sh.-R., Sa R. Floristic findings in Altai 1915
Pshennikova L. M., Berestenko E. N. On the records of rare aquatic plants in the Russian Far East 1919
Antonova L. A. New and rare alien plant species in the flora of Khabarovsk Territory 1921
Van V. M., Van G. V., Zaugolnaya I. N. Floristic records in the Myao-Chan Mountains (Khabarovsk Territory) 1923

CHROMOSOME NUMBERS

Gagnidze R. I., Gviniashvili Ts. N., Djindjolia L. D. Chromosome numbers of some species of the Georgian flora 1928

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

Adzinba Z. I., Iljinskaja I. A., Chitanava S. M. Alfred Alekseevich Kolakovsky (1906—1997): to the centenary of his birthday 1930

Pimenov M. G. *D. Aechrimann, K. Lauber, D. M. Moser, J.-P. Theurillat.* Flora alpina. Atlas des 4500 plantes vasculaires des Alpes. Photographies en couleurs de Konrad Lauber et croquis d'André Michel. Vol. 1. 1159 p. Vol. 2. 1188 p. Vol. 3. 323 p. Paris: Belin (franc.); Bern: Haupt Verlag (deutsch.); Bologne: Zannicheli (ital.). 2004 1937
Index of new plant names 1944
Author index to volume 91 (2006) 1945

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2006. Т. 91. № 12)

Стр.

Юрковская Т. К. Закономерности распространения болот в России 1777
Баранова М. А., Джеффри Ч. Анатомия листа и систематика семейства *Rhizophoraceae* sensu lato 1787

СООБЩЕНИЯ

Михайлова Т. А. Стадии формирования сообществ ламинариевых на внесенном субстрате (Белое море) 1816
Малышева Н. В. Лишайники городов Европейской России. 1. Таксономический анализ 1834
Садырова Г. А. Анализ флоры сосудистых растений высокогорий хребта Кетмень (Северный Тянь-Шань) 1841
Суткин А. В. Анализ флоры города Улан-Удэ 1848
Сизоненко О. Ю., Чавчавадзе Е. С. Анатомические особенности вторичной ксилемы стеблей представителей родов *Betula* и *Duschekia* (*Betulaceae*) на Крайнем Севере России 1858
Светлова А. А., Яковлева О. В. Сравнительная анатомия семенной кожуры видов некоторых секций рода *Linum* (*Linaceae*) 1868
Мирославов Е. А., Котеева Н. К., Ходорова Н. В. Сравнительная характеристика структуры клеток эпителия щитка яровизированных и не яровизированных зерновок озимой пшеницы (*Triticum aestivum*) в процессе их прорастания 1876
Васильев А. Е. Ультраструктура и субклеточные механизмы функционирования пищеварительных железок плотоядного растения *Nepenthes khasiana* (*Nepenthaceae*) 1883

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Крестовская Т. В. *Menitskia* — новый род семейства *Labiatae* 1892
Родионенко Г. И. О самостоятельности рода *Sclerosiphon* (*Iridaceae*) 1895
Головнёва Л. Б. *Alasia*, gen. nov. — мужские соцветия, связанные с листьями *Trochodendroides* (*Cercidiphyllaceae*) 1898
Гоманьков А. В. Новый вид рода *Lepidopteris* (*Peltaspermaceae*, *Peltaspermales*) из верхнепермских отложений русской платформы 1906

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Герман Д. А., Смирнов С. В., Камелин Р. В., Чен Венли, Жан Шурен, Са Рен. Флористические находки на Алтае 1915
Пшенникова Л. М., Берестенко Е. Н. О находках редких водных растений на Дальнем Востоке России 1919
Антонова Л. А. Новые и редкие адвентивные растения во флоре Хабаровского края 1921
Ван В. М., Ван Г. В., Заугольная И. Н. Флористические находки на хребте Мяо-Чан (Хабаровский край) 1923

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

Гагнидзе Р. И., Гвиниашвили Ц. Н., Джинджолиа Л. Д. Числа хромосом некоторых видов флоры Грузии 1928

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Адзинба З. И., Ильинская И. А., Читанава С. М. Альфред Алексеевич Колаковский (1906—1997) (к столетию со дня рождения) 1930

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Пименов М. Г. *D. Aechrimann, K. Lauber, D. M. Moser, J.-P. Theurillat.* Flora alpina. Atlas des 4500 plantes vasculaires des Alpes. Photographies en couleurs de Konrad Lauber et croquis d'André Michel. Vol. 1. 1159 p. Vol. 2. 1188 p. Vol. 3. 323 p. Paris: Belin (franc.); Bern: Haupt Verlag (deutsch.); Bologne: Zannicheli (ital.). 2004. (*Д. Эшриманн, К. Лобер, Д. М. Мозер, Ж.-П. Тюрилла.* Альпийская флора. Атлас 4500 сосудистых растений Альп. Цветные фотографии Конрада Лобера и рисунки Андре Мишеля. 2004) 1937

Указатель новых названий растений 1944

Авторский указатель тома 91 (2006) 1945

Опечатки и исправления в Ботаническом журнале за 2006 г.

Том	№	Стр.	Строка	Напечатано	Следует читать
91	7	1143	4-я сверху	Семихатов	Семихов
91	9	1449	16-я сверху	*Galligonum*	*Calligonum*

Для заметок

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2006. Т. 91. № 12. 1777—1960.